Untersuchungen über die Beziehungen von Pilz und Alge im Flechtenthallus

Von

Elisabeth Tschermak (Wien)

(Mit 11 Textabbildungen)

Inhaltsverzeichnis

Seite

Einleitung 234
Stand des Wissens 234
Gegenstand und Gang der Untersuchung 237
Gliederung des Stoffes 239

I. Intrazelluläre Haustorien bei Flechten mit verschiedenen Gonidientypen aus der Reihe der Protococcalen 239

1. Obligate, permanente Haustorien bei *Cystococcus*-Flechten .. 239
Lecanoraceae 240
Verschiedene andere *Cystococcus*-Flechten 251

2. Obligate, permanente Haustorien bei einer *Pleurococcus*-Flechte 252

3. Eine Halbflechte mit *Gloeocystis rupestris* als Gonidie 253

II. Intramembranöse Haustorien bei Protococcalen- und Ulotrichalen-Gonidien 255

1. *Cystococcus*-Flechten 255
Parmeliaceae und *Usneaceae* 256
Physciaceae 264
Eine Thelostichacee 267
Lecideaceae 267
Caloplacaceae 269
Andere Flechten mit ähnlichem Verhalten 269
Cladoniaceae 271

2. *Pleurococcus*-Flechten 273
Dermatocarpaceae 273
Verrucariaceae 276

3. Eine Verrucariacee mit *Trochiscia granulata* als Gonidie .. 278

4. Eine Caliciacee mit einer Ulotrichalen-Gonidie 279

III. Intrazelluläre und intramembranöse Haustorien in *Trentepohlia*-Gonidien 280

1. *Graphidaceae* 281
2. Eine Pyrenulacee und eine Arthoniacee 287
3. *Gyalectaceae* 288

Seite

IV. Sonderfälle verschiedener Arten der Verbindung von Pilz und Alge ... 291
1. Eine Verrucariacee mit einer Heterotrichale als Gonidie ... 292
2. *Coccomyxa*-Flechten und vergleichsweise einige Blaualgen-Flechten ... 294
3. Collemataceen mit *Nostoc* als Gonidie ... 298

Besprechung der Ergebnisse ... 300
Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse ... 305
Schriftenverzeichnis ... 306

Einleitung

Seit die zweifache Natur der Flechten erkannt worden war, beschäftigten sich zahlreiche Forscher mit der Frage, wie die Art des Zusammenlebens von Pilz und Alge zu denken sei. Entsprechend den verschiedenen Vorstellungen bezeichnete man die Lebensgemeinschaft der Flechten als Symbiose, Mutualismus, Helotismus oder Parasitismus. Bis in neuere Zeit waren die rein morphologischen Grundlagen für die Annahme einer dieser Vorstellungen ganz unzureichend.

Zweck der vorliegenden Arbeit ist die Fortsetzung dieser Untersuchungen auf möglichst breiter Grundlage und die Klärung der Verhältnisse in solchen Fällen, wo sich widerspruchsvolle Angaben vorfanden. Neben der rein morphologischen Frage nach der Art der Verbindung von Pilz und Alge wurde die Frage nach dem Stoffaustausch zwischen den beiden Partnern so weit berücksichtigt, als sie sich indirekt oder mit einfachen Mitteln — also ohne Kultur — lösen läßt. Ebenso wurden die Gonidien nur so weit untersucht und bestimmt, als es im Rahmen dieser Arbeit nötig erschien und ohne Reinkultur möglich war.

Die Untersuchungen wurden in der Zeit vom Herbst 1939 bis Herbst 1940 im Botanischen Institut der Universität Wien und in der Biologischen Station Lunz durchgeführt. Die Einrichtungen der Biologischen Station wurden mir in entgegenkommender Weise zur Verfügung gestellt. Den Leitern der beiden Institute, Seiner Magnifizenz Professor Dr. FRITZ KNOLL und Professor Dr. FRANZ RUTTNER, bin ich zu bestem Dank für freundliche Unterstützung verpflichtet. Die Anregung zu dieser Arbeit stammt von Professor Dr. LOTHAR GEITLER. Seine ständige Anteilnahme und tatkräftige Hilfsbereitschaft war mir ein Ansporn bei meinen Untersuchungen, wofür ich ihm vielmals danke.

Stand des Wissens*

Noch im Jahre 1926 bezeichnete NIENBURG die anatomischen Zeugnisse dafür, daß die Flechtenpilze auf den Gonidien parasitieren,

* Es soll hier keineswegs auf das gesamte Schrifttum über das Auftreten von Haustorien in den Gonidien eingegangen werden. Eine ausführ-

als verhältnismäßig spärlich. Als unangefochtene Tatsachen galten damals:

1. die schon von Bornet — dem ersten, der sich nach Schwendener mit der Anatomie der Flechten eingehend und grundlegend beschäftigte — geschilderte Ausbildung von Haustorien in der Gattung *Lempholemma* (Körb.) Zahlbr. und, wie sich später herausstellte, in einigen verwandten Gattungen (Mameli);

2. das Vorkommen von Appressorien bei Pyrenopsidaceen (Bornet) und in der Gattung *Catillaria* (Mass.) Th. Fr. (= *Micarea*, Hedlund);

3. das Fehlen irgendwelcher besonderen Organe der Verbindung von Pilz und Alge bei manchen Collemataceen und solchen Flechten, deren Gonidien von Trentepohliaceen oder verschiedenen anderen fadenförmigen Algen gebildet werden.

Bezüglich der großen Gruppe von Flechten mit *Cystococcus* sensu lato als Gonidie herrschte ziemliche Unklarheit. Für deren Mehrzahl nahm man bloße Umschlingung der Algen durch kurze Hyphenäste an. Die anatomischen Grundlagen hierfür gingen auch auf Bornet zurück. Widersprechende Angaben über vereinzeltes Vorkommen von netzförmigen (Danilov), fingerförmigen (Peirce, Nienburg, 1917) und winzigen, kaum die Membran durchdringenden Haustorien (Mameli) deutete man dahin, daß diese Verhältnisse bei ein und derselben Flechtenart nicht feststehend seien.

Wie sich im Laufe meiner Untersuchungen herausstellte, ist die Ursache solcher Widersprüche in verschiedenartigen Verwechslungen zu suchen. Mameli war die einzige, die den wahren Sachverhalt am besten kennzeichnete, als sie für *Xanthoria parietina*, *Haematomma ventosum* und *Evernia (= Parmelia) furfuracea* winzige, kaum die Membran durchdringende Haustorien angab. Bei einer Reihe anderer Flechten, die ganz ähnliche Haustorien haben, übersah sie diese wahrscheinlich deshalb, weil sie die einzelnen Arten nicht wiederholt und zu verschiedenen Jahreszeiten beobachtete. Außerdem ging aus der kurzen Beschreibung und den Abbildungen nicht genau hervor, wie diese winzigen Haustorien beschaffen sind und wie sie funktionieren; den Ergebnissen wurde daher nicht die richtige Bedeutung beigemessen, besonders, da sie trotz mehrfacher Nachprüfung nicht bestätigt werden konnten.

Auch Danilov vermengte Richtiges mit Falschem. Seine Abbildungen von birnförmigen Appressorien bei *Ramalina farinacea*, *Parmelia sulcata* und *Parmelia furfuracea* entsprechen vollkommen der Wirklich-

liche Zusammenstellung bis zum Jahre 1926 findet sich im Handbuch der Pflanzenanatomie (Nienburg, 1926). Einzelne Beispiele sollen — soweit notwendig — im speziellen Teil bei Besprechung der betreffenden Flechten erörtert werden.

keit. Doch scheint er das Vordringen kurzer Haustorien von diesen Appressorien aus bis zum Protoplasten der Gonidien nur ein- oder zweimal gesehen und falsch gedeutet zu haben, da er im allgemeinen nur Anwachsen der Appressorien an der Membran der Gonidien und osmotische Stoffaufnahme — also offenbar Aufnahme durch die Gonidienmembran — annahm. Seine Angaben über „netzförmige" Haustorien bei *Evernia prunastri* und *Parmelia furfuracea* beruhen ebenso wie die SCHNEIDERS (laut DANILOV) offenbar auf einer Verwechslung mit dem Oberflächennetz, das die Chromatophorenlappen zu bilden scheinen, und mit nach dem Absterben der Gonidien eingedrungenen, abnormal aussehenden Hyphen. Kurze derartige Hyphen führten höchstwahrscheinlich auch MAMELI (Abb. 7) bei *Haemmatomma* und PEIRCE bei *Ramalina reticulata* (KRPLHBR.) irre. Wie später von WALLERT und mehreren anderen wurde übrigens von PEIRCE das Pyrenoid von *Cystococcus* mit dem Kern verwechselt (!).

Auch bei den intrazellulären, fingerförmigen Haustorien, die NIENBURG (1917) für *Evernia prunastri* auf Grund von Untersuchungen an fixiertem Material beschreibt, handelt es sich offensichtlich in der Mehrzahl um Hyphen, die in abgestorbene Gonidien eingedrungen sind und außerdem um abnormale Einzelfälle, die als solche bei verschiedenen Objekten auch von mir beobachtet werden konnten.

Damit ist der Stand des teilweise sehr unsicheren Wissens im Jahre 1926 angedeutet. Seitdem haben sich nur wenige Forscher eingehend mit der Frage des Zusammenhanges der beiden Flechtenkomponenten beschäftigt.

Als erste konnte FRY an einer Flechte mit *Cystococcus*-Gonidien, nämlich bei *Lecania candicans* STZBGR. (= *Placolecania candicans* [DICKS.] ZAHLBR.) verhältnismäßig große Haustorien in allen Gonidien eindeutig nachweisen*. Im Unterschied zu den vorher geschilderten Beispielen behalten die befallenen Algenzellen in jungen Thallusabschnitten ihr frischgrünes Aussehen und ihre Teilungsfähigkeit; in alten Lagerteilen gehen sie durch die Einwirkung der Haustorien zugrunde.

WALLERT beschreibt für eine Reihe von Flechten mit etwas anderen Worten die schon vor ihm von DANILOV u. a. Forschern erwähnten Appressorien. Bei drei Flechten soll es unter natürlichen Bedingungen nur selten zur Ausbildung typischer, fingerförmiger Haustorien kommen. Bei drei anderen soll die Membran der Gonidien häufiger durchbrochen werden; unter weitem Vordringen ins Innere der Alge soll diese geschädigt und

* Die Beschreibung und Abbildungen, die SENFT auf Grund von Untersuchungen an Herbarmaterial von *Chrysothrix nolitangere* MONT. gibt, sind zu wenig ausführlich und genau, um daraus ersehen zu können, ob schon er einen ähnlichen Haustorientypus in den gleichen Gonidien feststellen konnte. Dies erscheint jedoch nicht wahrscheinlich.

schließlich „leer gefressen" werden. Besonders bei der letzteren Beobachtung dürfte dem Verfasser infolge einseitiger Verwendung von fixiertem Material die weitverbreitete Verwechslung von in abgestorbene Gonidien eingedrungenen Hyphen mit Haustorien unterlaufen sein. Da sich meine Untersuchungen auf die gleichen und auf sehr nahe verwandte Arten erstrecken, wird hierauf noch im speziellen Teil eingegangen werden.

Eine sehr genaue Beschreibung und vorsichtige Schlußfolgerung über die Art der Verbindung von Pilz und Alge stammt dagegen von Jaag (1934) für *Epigloea bactrospora*. Seine mit Vorbehalt gemachten Angaben über winzige Haustorien konnten inzwischen von Geitler (1937) bestätigt werden. Auch ich konnte an Material von verschiedenen Standorten in der Umgebung von Lunz eindeutige Haustorien feststellen.

Die Kenntnisse über Appressorien und Haustorien bei Pyrenopsidaceen und Collemataceen konnten durch Geitler (1933, 1937) erweitert werden. Hierbei wurde erstmalig nachgewiesen, daß sich die Gonidien unmittelbar und aktiv durch eine Abwehrreaktion der Einwirkung des Pilzes entziehen können; bisher war nur bekannt, daß eine Ausschaltung der Haustorien mittelbar durch „Davonteilen" der Algen möglich ist. Außerdem zeigte es sich, daß Änderungen der Außenbedingungen das Gleichgewicht in der Flechte stören und erhöhte Abwehr- bzw. verminderte Angriffskräfte eines der beiden Partner bewirken können.

Dem Beispiel Frys konnte Geitler (1934) ähnliche Fälle vom Auftreten „obligater, permanenter" Haustorien in *Cystococcus*-Flechten (zwei *Lecidea*-Arten) anfügen; die Haustorien bewirken hier keine Schädigung.

Genaue Untersuchungen der letzten Jahre zeigten also, daß besondere Organe zur Verbindung von Pilz und Alge bei Flechten häufiger auftreten als man bisher angenommen hatte. Ihr regelmäßiges Vorkommen beschränkt sich keineswegs nur auf Blaualgen-Flechten, wie es nach den Untersuchungen Bornets zunächst schien. Es stellte sich vielmehr heraus, daß auch bei manchen *Cystococcus*-Flechten der Zusammenhang von Pilz und Alge durch Haustorien an jeder einzelnen Algenzelle hergestellt wird. Ältere wie neuere Beobachtungen deuteten allerdings darauf hin, daß bei anderen *Cystococcus*-Flechten die Verhältnisse nicht so einfach liegen und möglicherweise örtlichen und zeitlichen Schwankungen unterworfen sind.

Gegenstand und Gang der Untersuchung

Die Auswahl des Materials erfolgte nach mehreren Gesichtspunkten. Aus rein praktischen Gründen wurden zunächst leicht erreichbare Flechten aus der Umgebung von Wien untersucht, später auch solche aus dem

Umkreis von Lunz am See (Niederdonau). Dann sollten vor allem Beispiele für verschiedene Gonidientypen herangezogen werden. Außerdem war ich bestrebt, nach Möglichkeit Vertreter verschiedenster systematischer Gruppen zu untersuchen und eventuelle Beziehungen zwischen Systematik und der Art der Verbindung von Pilz und Alge aufzufinden. Wo es nötig erschien, wurde außerdem aus den schon dargelegten Gründen Material verschiedener Standorte und zu verschiedenen Zeitpunkten untersucht. Es wurden ferner verschiedenste Flechtentypen (Gesteins-, Baum- und Wasserformen; Krusten-, Blatt- und Strauchflechten) in die Beobachtungen einbezogen; von Gesteinsformen standen allerdings fast nur Kalkbewohner zur Verfügung. Im ganzen wurden 71 Arten aus 18 Familien untersucht.

Die Bestimmung wurde nach RABENHORSTS Kryptogamenflora — soweit erschienen — und MIGULAS Kryptogamenflora durchgeführt. Zum Vergleich standen mir vor allem das Herbar des Botanischen Institutes der Universität Wien und das von A. ZAHLBRUCKNER angelegte Flechtenherbar der Biologischen Station Lunz zur Verfügung; auch die Abbildungen GALLOES leisteten sehr gute Dienste*. Wo sich in einzelnen Fällen trotz größter Bemühung keine eindeutige Bestimmung durchführen ließ, wird dies gesondert vermerkt werden. Bezüglich der Nomenklatur halte ich mich an RABENHORSTS Kryptogamenflora und den Catalogus lichenum universalis von A. ZAHLBRUCKNER.

Im allgemeinen wurde nur frisches Material untersucht. Herbarmaterial wurde nur ausnahmsweise zu Vergleichszwecken herangezogen. Es kam nur die Herstellung von Handschnitten und von Zupfpräparaten in Frage**. Auf die Verwendung von fixiertem Material und von Mikrotomschnitten wurde verzichtet, da an fixiertem Material der Lebenszustand nicht mit Sicherheit zu erkennen ist und Mikrotomschnitte das Wesentliche nicht besser als Handschnitte oder durch Zerreiben gewonnene Präparate zeigen. Ebenso wurden im allgemeinen keine komplizierten Färbungsverfahren verwendet; wo dies doch versucht wurde, stellte es sich immer wieder heraus, daß sich die einfache Färbung mit Chlorzinkjod am besten bewährte.

Die Präparation richtete sich im einzelnen nach der Art der Flechten. Meist wurden zuerst Flächen- oder Querschnitte untersucht, um einen Eindruck vom Gesamtaufbau der betreffenden Form zu bekommen.

---

* In diesem hervorragenden Werk wird auch auf die Anatomie der Flechten eingegangen, soweit dies für systematische Ziele nützlich schien; genauere Einzelheiten, wie sie im Rahmen der vorliegenden Arbeit behandelt werden, sind selbstverständlich nicht berücksichtigt.

** Die folgenden Einzelheiten werden hier und auch im speziellen Teil so ausführlich gebracht, weil die Art der Präparation für die richtige Beobachtung und Deutung von ausschlaggebender Bedeutung ist.

Dann wurden durch Abheben der oberen Rinden- und Algenschicht bei Laubflechten, Abkratzen kleiner Teile bei Krustenflechten und leichtes Hin- und Herschieben des Deckglases möglichst dünne Präparate hergestellt, in denen die Algen meist weitgehend vom Pilz losgelöst, aber sonst unverletzt waren. Zur genauen Beobachtung der Gestalt und Zahl der Haustorien und verschiedener anderer Einzelheiten wurde durch Druck auf das Deckglas der Algenprotoplast ausgedrückt, wobei in der elastischen Membran ein häufig gar nicht sichtbarer Riß entsteht und die Haustorien fast immer unverletzt bleiben. Ohne diesen schon von Geitler angewendeten einfachen Kunstgriff könnte man über die Verhältnisse im Innern von Gonidien mit stark lichtbrechendem Inhalt, also z. B. von hämatochromreichen Trentepohliaceen, keinen richtigen und genauen Aufschluß bekommen.

Man darf aber keineswegs erwarten, die später geschilderten Einzelheiten auf den ersten Blick sehen zu können. Es muß mit Nachdruck darauf hingewiesen werden, daß viele Feinheiten, die fast an der Grenze der Sichtbarkeit liegen, nur bei großer Übung und Erfahrung richtig erkannt werden können.

Selbstverständlich ist die Verwendung einer guten Ölimmersion unerläßliche Voraussetzung. Die Abbildungen wurden mit Hilfe eines Zeichenapparates verfertigt.

Gliederung des Stoffes

Die Einteilung des Stoffes erfolgt in erster Linie auf Grund der Ergebnisse, also nach den verschiedenen Arten des Zusammenhanges von Pilz und Gonidie. In zweiter Linie wird eine Gruppierung nach den Gonidientypen und der systematischen Stellung der Flechten vorgenommen. Da sich diese Gesichtspunkte überschneiden, müssen Flechten mit gleichen Gonidientypen und manchmal aus gleichen Familien in verschiedenen Abschnitten behandelt werden. In einem Falle wurde dieses Prinzip nicht eingehalten; es handelt sich um die Gruppe von Flechten, die Trentepohliaceen als Gonidien enthalten. Diese sollen gemeinsam besprochen werden, obwohl die Art der Verbindung von Pilz und Alge keine völlig einheitliche ist. Dazu berechtigt der von allen anderen Gonidientypen abweichende, untereinander aber weitgehend übereinstimmende Bau der Trentepohliaceen.

I. Intrazelluläre Haustorien bei Flechten mit verschiedenen Gonidientypen aus der Reihe der Protococcalen

1. Obligate, permanente Haustorien bei *Cystococcus*-Flechten

Es ist schwer, die bei Flechten auftretenden Erscheinungen unter einem gemeinsamen Gesichtspunkt zu ordnen. Dies zeigt sich bei einem

Versuch, die Ausbildungsweise der Haustorien kurz zu kennzeichnen. Es beruht dies darauf, daß die Mannigfaltigkeit und Zahl der Übergänge in dieser Hinsicht sehr groß ist.

Unter dem von GEITLER (1934) geprägten Ausdruck: „obligate, permanente Haustorien" versteht man dem Stoffentzug dienende, ins Innere der Protoplasten aller lebenden Gonidienzellen reichende Abgliederungen des Pilzes. Diese Bezeichnung soll im folgenden zur Kennzeichnung des Typus beibehalten werden, obwohl es sich herausstellte, daß unter gewissen Umständen nicht alle Gonidienzellen von Haustorien befallen sind.

Solche obligate, permanente Haustorien von keulen- bis fingerförmiger Gestalt fanden bisher FRY bei *Lecania candicans* und GEITLER (1934) bei *Lecidea parasema* und einer zweiten *Lecidea*-Art. Die Beobachtungen an diesen drei Flechten stimmen in der Hauptsache überein. Sie unterscheiden sich nur durch den Umstand, daß FRY in alten Lagerteilen eine Schädigung und schließlich Absterben der Gonidien infolge der Wirkung der Haustorien feststellte, während GEITLER nur eine geringe Zahl toter, wahrscheinlich spontan abgestorbener Algenzellen sah, wie sie auch in pilzfreien Algenkolonien vorkommen.

Meine im folgenden mitgeteilten Untersuchungen erstrecken sich auf Flechten aus den Familien der *Lecanoraceae*, *Lecideaceae*, *Cypheliaceae* und *Caliciaceae*. Es handelt sich durchwegs um Krustenflechten, und zwar um Bewohner von Rinde, Holz oder verschiedenem Gestein. Der Thallus ist primitiv und bis auf einen Fall *(Lecanora muralis)* typisch homöomer gebaut und mehr oder weniger dünn. Die Gonidienalge gehört bei allen Arten der Gattung *Cystococcus* s. l. an*; ihre Merkmale stimmen mit der von GEITLER gegebenen ausführlichen Charakteristik der Gonidie von *Lecidea parasema* überein: ein zentraler, sternförmiger Chromatophor mit zentralem Pyrenoid, peripher gelegener Kern, Zellulosemembran, Autosporenbildung. Auch die Ausbildung der Haustorien steht im wesentlichen mit den Angaben FRYS und GEITLERS (1934) im Einklang, zeigt jedoch einige bemerkenswerte Abwandlungen.

Lecanoraceae

Bei einigen Gattungen der *Lecanoraceae* scheint das Auftreten von Haustorien sehr häufig, wenn nicht die Regel zu sein. Das zeigten die Beobachtungen FRYS an *Lecania candicans* und meine Untersuchungen an sieben weiteren Arten aus der Gattung *Lecanora*. Bei fünf der Sub-

* Auf die Unterscheidung von Arten, Unterarten und Rassen dieser Protococcale kann hier nicht näher eingegangen werden, zumal diese sich oft nur mit Hilfe von Reinkulturen erzielen läßt und, wie die Untersuchungen JAAGS (1929) zeigen, zur Aufstellung eigener *Cystococcus*-Rassen für jede einzelne Flechte führt. Größere, gleichartige Gruppen von *Cystococcus*-

gattung *Eulecanora* angehörigen Arten stimmte die normale Ausbildung der Haustorien völlig überein; sie soll daher am Beispiel von *Lecanora subfusca* gezeigt werden. Etwas abweichend gestaltet sind die Haustorien von *Lecanora crenulata* und *Lecanora muralis* var. *versicolor*. Wie die hier und auch die später gegebenen Beispiele zeigen, scheint bei vielen Flechtengruppen Übereinstimmung zwischen gleichartiger Ausbildung der Haustorien und systematischer Zusammengehörigkeit zu herrschen.

Lecanora subfusca Ach. und verwandte Arten mit ähnlichen Verhältnissen (*Lecanora albella* Ach. [= *Lecanora pallida* Rbh.], *Lecanora Hageni*, *Lecanora persimilis* Th. Fr., *Lecanora symmicta* Ach.). Obwohl Eindringen und Aussehen der Haustorien von *Lecanora subfusca* und *Lecidea parasema* (Geitler, 1934) einander weitgehend ähnlich sind, soll hier, des Verständnisses für das folgende wegen, zunächst eine kurze Beschreibung der Verhältnisse bei *Lecanora subfusca* gegeben werden.

Der Befall der Gonidien erfolgt von kurzgliedrigen, endständigen oder interkalaren Hyphenzellen aus (Abb. 1, *a*, *b*). Diese legen sich dicht an die Algenmembran an, dellen sie manchmal etwas ein und entsenden einen scheinbar unbehäuteten Plasmafaden ins Innere der Gonidienzelle, deren Membran an der Eintrittsstelle fast immer etwas verdickt ist. In eine Algenzelle können mehrere Haustorien (bis vier, höchstens fünf) eindringen (Abb. 1, *c*, *e*). Im Leben sehen junge Haustorien so aus, als ob sie der Algenmembran innen angewachsen wären. Färbung mit Chlorzinkjod zeigt aber auch innerhalb der Wand der Gonidien einen dünnen, durchgehenden Plasmafaden. Während des Heranwachsens umgeben sich die Haustorien mit einer etwas dickeren, zuletzt deutlich doppelt begrenzten Wand (Abb. 1, *c*—*f*). Ihre Umrisse bleiben keulenförmig, Verzweigung tritt nur im Alter ein, einfaches Umbiegen bildet eine seltene Ausnahme (Abb. 1, *d*). In alten Gonidienzellen findet man neben Haustorien mit dicker oder dünner Wand solche, die, wie die Färbung mit Chlorzinkjod ergibt, von einer regelmäßigen Zelluloseschicht umhüllt sind, welche die Gonidie im Laufe der allgemeinen Membranverdickung abscheidet. Dabei handelt es sich nicht um ein Ausschalten der Einwirkung des Pilzes von Seiten der Alge überhaupt, da ja meist noch andere funktionierende Haustorien vorhanden sind (vgl. weiter unten). Wahrscheinlich sterben manche Haustorien von selbst ab und können unter normalen Bedingungen erst dann von Zellulose umgeben werden. Wenn die Alge dagegen an jede freie Oberfläche Wandsubstanz

Formen lassen sich allerdings nicht nur auf Grund ihres verschiedenen Wachstums in Reinkulturen, sondern auch in situ an morphologischen Unterschieden als zusammengehörig erkennen; dies konnte ich beim Überblicken eines größeren Beobachtungsmaterials feststellen.

Abb. 1. Gonidienzellen von Flechten mit intrazellulären Haustorien *a—g Lecanora subfusca*, *a*, *b* dünnwandige Haustorien in jungen Zellen, *e—f* von Pilzmembran umgebene, ältere Haustorien mit teilweise koaguliertem plasmatischen Inhalt (schwarz wiedergegeben), *g* von Membransubstanz der Algenzelle umgebenes Haustorium; *h—j Lecanora Hageni*, verschiedene Stadien der Ausschaltung der Haustorien durch besonders dunkel gefärbte Algenmembransubstanz (schwarz wiedergegeben); *k—r Lecanora albella*, von Algenmembransubstanz umgebene Haustorien, *l*, *m* neu gebildete Gonidienmembran um das Haustorium von diesem durchbrochen, *o* an Stelle von Haustorien Verdickungen in der Membran der Gonidienzelle, *p*, *q* Ausschaltung der Haustorien durch Anlagerung von verschiedenartiger Algenmembransubstanz, *r* ausgeschaltetes Haustorium in lebender Gonidienzelle; *s—c_1 Lecanora crenulata*, *s* Gruppe von jungen Gonidienzellen, Haustorien von der Peripherie her eingedrungen, *t* dünnwandiges, verzweigtes Haustorium in junger Gonidienzelle, *u*, *v* Ausschaltung des Haustoriums der Mutterzelle bei der Autosporenbildung, *w*, *x* alte Gonidienzellen mit je zwei wirksamen

anlagern könnte, wäre es nicht einzusehen, warum gleich alte, d. h. ungefähr gleich große Haustorien in derselben Zelle das eine Mal von Zellulose umgeben, das andere Mal frei sind. Obwohl einzelne Haustorien funktionslos werden können, bleibt also im allgemeinen der enge Zusammenhang von Gonidie und Pilz gewahrt. Hie und da wurden aber auch Fälle beobachtet, wo das einzige vorhandene Haustorium von einer Zellulosemembran umgeben oder sogar ganz in der Algenmembran eingekapselt war (Abb. 1, *g*). Doch dürften diese Erscheinungen unter normalen Verhältnissen mehr zufälliger Natur sein.

Nach dem Absterben der Gonidien sind die Haustorien nicht mehr entwicklungsfähig. Daß sie aber immer gleichzeitig mit dem Tod der Gonidien funktionslos werden, ist nicht wahrscheinlich, da in toten Algenzellen Haustorien mit normal aussehendem Inhalt beobachtet wurden; Sicheres läßt sich über diese Frage allerdings nicht aussagen, da sich aus dem Aussehen weder ein Beweis für den Lebenszustand, noch die Funktion ergibt. Bei der Autosporenbildung wird das in der Mutterzelle steckende Haustorium in keine der Tochterzellen mit einbezogen und stirbt ab.

Eine bestimmte Lage der Haustorien in bezug auf den Kern der Gonidien läßt sich bei *Cystococcus*-Flechten nie nachweisen. Auffallende Stadien fortschreitender Schädigung der Gonidien, wie Fry sie beschreibt, konnten an *Lecanora subfusca* und den anderen Lecanoraceen mit gleichartigen Haustorien nicht festgestellt werden. Die Zahl der toten Gonidien blieb im allgemeinen in den Grenzen, die auch für lebende Algenkolonien gelten. Es scheint aber, daß der Inhalt abgestorbener Gonidien allmählich von den noch funktionierenden Haustorien aufgenommen werden kann, ähnlich wie das für *Lecanora crenulata* weiter unten geschildert wird.

Die beschriebenen Verhältnisse fanden sich im Januar, Mai und Juni 1940 an Material von *Lecanora subfusca* aus der Umgebung von Wien und Lunz*; im Mai wurden ebensolche an der nahe verwandten *Lecanora albella* und an *Lecanora persimilis* in Lunz beobachtet. Herbarmaterial von *Lecanora symmicta* und *Lecanora Hageni* zeigt die gleiche Ausbildung

* Zeit und Standort gebe ich hier an, da für weitere Untersuchungen klimatische oder standortliche Unterschiede Bedeutung haben können.

Haustorien, ein drittes Haustorium bei *w* von dünner Algenmembranschicht umgeben, bei *x* von dunkel gefärbter Algenmembransubstanz umgeben und vollständig in der Algenmembran eingekapselt, *y* Haustorium umgestülpt, a_1 abgestorbene Gonidienzelle von stark gewundenen und verzweigten Haustorien erfüllt, b_1 typisches Haustorium in Gonidienzelle, deren Inhalt ausgedrückt ist, c_1 gewundenes Haustorium in lebender Algenzelle. — (*r*, *u*, *v*, *y*, a_1—c_1 in Wasser, die übrigen Figuren nach Behandlung mit Chlorzinkjod, der Inhalt zum Teil ausgedrückt)

der Haustorien; diese muß daher als normal angesehen werden. Unter gewissen, vorderhand nicht definierbaren Umständen tritt allerdings Störung des Gleichgewichtes zwischen den beiden Flechtenkomponenten ein. Die Dinge können dann, wie die Untersuchung einzelner Exemplare von *Lecanora albella* und *Lecanora Hageni* erwies, ganz anders liegen.

Kleine, offenbar nicht sehr üppig wachsende Thalli von *Lecanora albella* aus der Umgebung Wiens enthielten im Februar 1940 nur in einem kleineren Teil der Gonidienzellen normale Haustorien; der Großteil dieser Zellen war abgestorben. In den übrigen Algenzellen befanden sich auf verschiedene Art und Weise unwirksam gemachte Haustorien. Behandlung mit Chlorzinkjod ergab folgendes:

Manche — meist verhältnismäßig kleine — Haustorien sind von einer Zelluloseschicht umgeben, die sich genau so wie die übrige Membran der Gonidie mittelstark blauviolett färbt, also offenbar die gleiche Konsistenz wie diese hat (Abb. 1, *k*). Das Lumen und manchmal auch eine gesonderte Membran dieser ausgeschalteten Haustorien ist deutlich zu erkennen — im Unterschied zu den oben geschilderten, vereinzelten Fällen, wo alte Haustorien wahrscheinlich von selbst abgestorben waren und wo man ein Lumen oder eine gesonderte Membran des Pilzes nicht sehen konnte. Der Inhalt der hier geschilderten eingeschlossenen Haustorien scheint dagegen noch länger lebensfähig zu bleiben, da in manchen Fällen ein zweiter Durchbruch durch die neugebildete Algenmembranschicht gelingt (Abb. 1, *l*, *m*). Viel auffallender als diese Erscheinungen sind jedoch verhältnismäßig große, dunkelblau gefärbte Klumpen auf den Haustorien und in der Algenmembran, die scheinbar einer viel radikaleren Ausschaltung vorhandener Haustorien dienen oder das Eindringen des Pilzes verhindern (Abb. 1, *p*, *q*). Ihre Struktur ist körnig bis homogen; Reaktionen zum Nachweis von Pektin, Kallose, Hemizellulose oder Amyloid versagen, Behandlung mit Schwefelsäure und Jod ruft die gleichen Färbungsunterschiede wie Chlorzinkjod hervor (nämlich dunkle Blaufärbung dieser Klumpen, hellere Färbung der übrigen Membran), so daß es sich offenbar nur um Zellulose handeln kann, deren Aufbau vom normalen abweicht*. Diese stärker färbbare Substanz wird in mehr oder weniger unregelmäßiger Gestalt auf oder um das Haustorium abgelagert. Manchmal wird das Haustorium dabei geknickt oder zwischen zwei Klumpen zusammengedrückt, zuletzt ist es meist im Profil gar nicht mehr sichtbar, nur in der Aufsicht erkennt

* Gemäß der Auffassung FREY-WYSSLINGS (1939, 1940/1941) und den Untersuchungen MEEUSES (1941) kann man aus der Intensität der Chlorzinkjodfärbung nicht ohne weiteres auf die Verteilung der Zellulose in der Zellwand schließen, doch dürfte intensivere Blaufärbung eine stärkere Auflockerung des Micellargerüstes anzeigen.

man inmitten eines dunkleren Ringes eine hellere Stelle. Über diesen oft recht großen Gebilden erfolgt dann wieder Absonderung normaler Membransubstanz, so daß sie schließlich in Form dicker oder dünner Linsen in der Membran eingebettet liegen (Abb. 1, *p*). Es gibt auch Zellen, deren Membran ganz gleichmäßig gefärbt, aber an mehreren Stellen verdickt ist und daneben kommen alle Übergänge über Einlagerung einzelner dunkler Körnchen zu verschieden dunkler gleichmäßiger Färbung vor, so daß man wohl mit Recht auf die Gleichartigkeit hinsichtlich der stofflichen Grundlage schließen kann (Abb. 1, *n*, *o*).

Der Lebenszustand der einzelnen Gonidienzellen schien im allgemeinen trotz der abnormen Bildungen ungestört zu sein (Abb. 1, *r*). Entsprechend dem Zeitpunkt der Untersuchung befanden sich die Zellen im Winterzustand, sie enthielten reichlich peripher gelegene Öltröpfchen, der Chromatophor war nur wenig gelappt. Die Zahl der toten Algen war jedoch größer als gewöhnlich.

Ähnlich wie bei *Lecanora albella* lagen die Verhältnisse bei *Lecanora Hageni*, die im Mai 1940 in Lunz untersucht wurde. Auch hier fanden sich in einigen Zellen normale Haustorien, in anderen verschiedenartige Stadien der Ausschaltung und völligen Einkapselung in verschiedenartiger Membransubstanz (Abb. 1, *h*—*j*). Da auch ein gewisser Prozentsatz älterer (kleiner, aber verhältnismäßig dickwandiger) Gonidien überhaupt keine Anzeichen von Pilzbefall — also weder funktionierende Haustorien, noch Einkapselungen, noch dunkle linsenförmige oder normal gefärbte Verdickungen — erkennen ließ, kann man annehmen, daß dieses Verhalten auf einer verminderten Virulenz des Pilzes, beispielsweise geringerer Fermentausscheidung beruht. Für den Fall von *Lecanora albella* könnte man theoretisch auch erhöhte Abwehrkraft der Gonidie annehmen, was aber im Hinblick auf die damals besonders ungünstigen Außenbedingungen (sehr große Kälte) nicht zu erwarten ist. Wahrscheinlich lassen sich diese beiden in Frage kommenden Faktoren überhaupt nicht trennen.

Eine allgemeine Bedeutung kommt dem Vermögen, die Haustorien wirkungslos zu machen, in diesen Fällen nicht zu. Zahlreiche Exemplare von *Lecanora albella*, die zur gleichen Zeit am gleichen Standort gesammelt wurden, enthielten in der Hauptsache normale obligate, permanente Haustorien. Es handelt sich also um Ausnahmserscheinungen und keineswegs um Stadien gesetzmäßig verlaufender Vorgänge. Immerhin ist es auffallend, daß auch bei Flechten, bei denen das Verhältnis der beiden Partner ganz genau geregelt ist und ein festes Gleichgewicht zu herrschen scheint, unter gewissen Umständen sonst unterdrückte, aber offenbar vorhandene Fähigkeiten zur Ausbildung kommen können. Dies gewinnt insofern an Bedeutung, als bei einer anderen Gruppe von Flechten übereinstimmend mit der Änderung der Außenbedingungen ein rhythmischer

Wechsel im Verhältnis der beiden Partner vor sich geht und die hier unterdrückte Fähigkeit zu einer regelmäßigen Erscheinung wird (vgl. Abschnitt II).

Lecanora crenulata (DICKS.) NYL*. Auffallend an den Haustorien von *Lecanora crenulata* ist: 1. ihre gewundene und verzweigte Gestalt; 2. ihre Fähigkeit, noch nach dem Absterben der Gonidien weiter zu wachsen. Für die ganze Flechte ist bezeichnend: das Vorhandensein verhältnismäßig zahlreicher, großer, alter Gonidienzellen und das deutliche Hervortreten von Stadien fortschreitender Schädigung der Alge durch die Wirkung der Haustorien**.

Der Befall der jungen Algenzellen erfolgt — bald nach ihrem Freiwerden — durch dichtes Anlegen kurzgliedriger Pilzzellen und Entsendung finger- bis keulenförmiger, gerader Haustorien mit äußerst zarter Membran, also genau wie bei *Lecanora subfusca*. Eine schwache Verdickung der Algenmembran an der Eintrittsstelle des Haustoriums kommt vor, ist jedoch nicht die Regel. Befall der Tochterzellen durch Auswachsen der Haustorien der Mutterzelle findet bei *Lecanora crenulata* nicht statt — im Gegensatz zum Verhalten bei *Lecania candicans*, wo die Autosporen nach FRY noch im Sporangium infiziert werden***. Das Haustorium der Mutterzelle wird bei der Teilung vielmehr ausgeschaltet (Abb. 1, *u*, *v*); neuer Befall erfolgt von verschiedenen Stellen aus, manchmal auch eindeutig von der Peripherie der Gruppen junger Zellen (Abb. 1, *s*). In etwas älteren Zellen, die bis vier Haustorien enthalten können, beginnen sich die Haustorien hin und her zu winden und mit einer deutlich erkennbaren Wand zu umgeben (Abb. 1, *w*, *x*, b_1). Schließlich entstehen eine bis mehrere Verzweigungen, häufig T-förmige oder manchmal auch korkzieherartige Gebilde (Abb. 1, *w*, b_1, c_1). Gliederung des Haustoriums durch Querwände tritt aber trotz größerer Länge nie ein. Letzteres dürfte ein Kennzeichen weitgehend spezialisierter Haustorien dieser

* Die Abgrenzung gegenüber *Lecanora dispersa* ließ sich nicht eindeutig durchführen; doch dürften die systematischen Unterschiede zwischen diesen beiden Arten noch nicht vollständig geklärt sein. Vielleicht könnte sich die charakteristische Gestalt der Haustorien in dieser Hinsicht als nützlich erweisen. — A. ZAHLBRUCKNER stellt diese Art zur Gattung *Candellariella*. Es ist auffallend, daß ihre Zugehörigkeit zur Gattung *Lecanora* offenbar zweifelhaft ist und sie sich auch bezüglich der Haustorien von den übrigen *Lecanora*-Arten abweichend verhält.

** Das Material stammt zwar von Ziegel- und Sandsteinen aus dem Botanischen Garten der Universität Wien, könnte also gehemmt sein; dies ist aber nicht anzunehmen, da es keinen derartigen Eindruck macht und sich durch die Ausbildung des Thallus und die Ausmaße der Gonidien nicht von Herbarstücken aus verschiedenen Gegenden unterscheidet.

*** Diese Angabe wurde aber nicht durch Abbildungen belegt und muß, da sie weder bestätigt wurde, noch eine Parallelerscheinung hat, angezweifelt werden.

Ausbildungsweise sein. Dagegen zeigte es sich, daß weiteres Wachstum der Haustorien nicht nur in lebenden, sondern auch in abgestorbenen Gonidienzellen erfolgen kann. Unter Beibehaltung ihrer besonderen, von sonstigen Hyphen abweichenden Gestalt bilden diese Haustorien dann zahlreiche Verzweigungen und Windungen — häufig ein unentwirrbares Durcheinander — und erfüllen schließlich den ganzen Hohlraum innerhalb der Algenmembran (Abb. 1 a_1). Es ist schon auf Grund ihres lebhaften Wachstums ziemlich wahrscheinlich, daß solche Haustorien die Reste der abgestorbenen Algenprotoplasten aufnehmen, die Gonidien also „leer fressen". Wie es überhaupt für intensiv wachsende, junge Teile des Pilzes typisch ist, zeigt auch das Plasma in diesen lebhaft wachsenden Haustorien dichtere Beschaffenheit (starkes Lichtbrechungsvermögen im Leben, kräftige Gelbfärbung in Chlorzinkjod).

Obwohl die extremen Größenwerte der Gonidien mit denen von *Lecanora subfusca* u. a. übereinstimmen, also die Formen wohl identisch oder sehr nahe verwandt sind*, gibt es verhältnismäßig mehr große alte Zellen und zu den verschiedensten Zeitpunkten sehr wenig Teilungsstadien**. Offenbar wirkt, wie schon von Pyrenopsidaceen bekannt (Geitler 1937), der Pilzbefall hier teilungshemmend und vergrößernd auf die Gonidien. Da *Lecanora crenulata* gar keinen in sich geschlossenen Thallus bildet, sondern nur aus mehr oder weniger dicht gelegenen Apothezien mit Gonidien im Rand und unter dem Hymenium besteht, gibt es keine auffallenden Unterschiede zwischen älteren und jüngeren Thallusteilen. Doch findet man auch im Rand junger Apothezien, von dem man stärkeres Wachstum annehmen muß, nur wenige kleinere, dagegen häufig auch dort geschädigte Gonidienzellen.

Die unmittelbare Schädigung der Gonidien wirkt sich zuerst am Pyrenoid aus. Es wird allmählich mehr und mehr vakuolisiert; manchmal liegt dann neben ihm ein großer, stark lichtbrechender Tropfen. Schließlich besteht es häufig nur mehr aus einer Hohlkugel oder man erkennt an seiner Stelle zahlreiche Tröpfchen. Manchmal liegen auch rund um den Raum, den es vorher einnahm, farblose Körnchen. Zum Schluß verschwindet das Pyrenoid überhaupt, während der Chromatophor noch ganz normal aussehen kann. Auch ein scheinbares Zurückweichen des Pyrenoids vor einem darauf zuwachsenden Haustorium wurde hie und da beobachtet.

Die auffallende feine Zerteilung des Chromatophors solcher Zellen in ungewohnt kleine Lappen dient offenbar der Vergrößerung der assimilierenden Oberfläche und ist wahrscheinlich eine Folge des größeren

* Einen exakten Beweis dafür könnte nur Reinkultur unter völlig gleichen Bedingungen erbringen.

** Auf das Alter kann man im allgemeinen aus Größe und Membrandicke schließen.

Verbrauches von Nährstoffen durch den Pilzbefall. Weitere Stadien der Schädigung sind gekennzeichnet durch Veränderung des Chromatophors, Plasmolyse, Vakuolisierung des Plasmas und Abscheidung von Körnchen in dessen äußeren Schichten. Bevor es noch zu so augenscheinlichen Veränderungen kommt, sieht man manchmal die Begrenzung des Kernes auffallend deutlich, was auch als Zeichen beginnender Degeneration gelten kann. Während der Chromatophor in Algenzellen, die von selbst absterben, schrumpft, sich häufig bräunlich verfärbt und in diesem Zustand noch lange erhalten bleibt, verhält er sich in jenen Zellen, deren Inhalt langsam von Haustorien aufgenommen wird, ganz anders. Er verliert zuerst sein normales Aussehen, wird körnig und heller — ähnlich wie bei der Verletzung von Zellen und seinem teilweisen Austreten — und schließlich zerfällt er in mehrere größere oder kleinere Teile, die zuerst in der Nähe der Haustorien und schließlich ganz verschwinden. Im Laufe dieses Vorganges wird oft der ganze Chromatophor gelblich oder orangefarbig, häufig sieht man auch große, orange gefärbte, zufolge ihrer Lichtbrechung offenbar fettartige Tropfen neben dem schon kleiner gewordenen Chromatophor liegen. Es handelt sich offensichtlich um Abbauprodukte, wie man sie ähnlich auch bei Verdauung von Algen in Tierkörpern findet. Wie alle Reste des Plasmas werden auch diese Tropfen allmählich vom Haustorium resorbiert, so daß die Gonidien schließlich tatsächlich „leer gefressen" aussehen. Ähnliche Stadien der Schädigung konnte auch FRY bei *Lecania candicans* feststellen.

Bemerkenswert sind die folgenden Verhältnisse: Im Frühjahr und Sommer wurde in der Mehrzahl der Gonidienzellen, unabhängig vom Pilzbefall, Stärke gespeichert; im Herbst dagegen fanden sich nur in den spärlichen Autosporen, die noch keine Haustorien enthielten, Stärkekörnchen. Offenbar reicht zu diesem Zeitpunkt die Nährstoffproduktion der Gonidien dort, wo der Pilz parasitiert, nur mehr zum Verbrauch, aber nicht mehr zur Speicherung aus. Bisher wurde das Vorkommen von Stärke bei Flechtengonidien als sehr zweifelhaft angesehen, vielfach nahm man überhaupt vollständiges Fehlen von Stärkebildung an. Der Stärkenachweis läßt sich aber unschwer erbringen, wenn man Schnitte zuerst in 5%iger Kalilauge quellen läßt und dann mit Jodjodkalium färbt. Bei einiger Übung gelingt es auch bei bloßer Anwendung von Jodjodkalium (nicht zu konzentriert, da sonst auch der Chromatophor dunkel gefärbt und undurchsichtig wird!), eine Anhäufung der Körnchen rund um das Pyrenoid zu erkennen. Die Widersprüche im Schrifttum dürften darauf zurückzuführen sein, daß zu Zeitpunkten untersucht wurde, an denen tatsächlich keine oder nur wenig Stärke vorhanden war. Meine Untersuchungen zeigten, daß bei den Lecanoraceen und allen daraufhin geprüften *Cystococcus*-Flechten im Frühjahr Stärke gebildet wird.

Wie schon erwähnt, wurden bis vier Haustorien in lebenden Gonidienzellen beobachtet. Diese dürften aber fast nie gleichzeitig funktionstüchtig sein. Die Färbung von Gonidienzellen, deren Inhalt ausgedrückt wurde, zeigt nämlich, daß ebenso wie bei *Lecanora subfusca* ein oder zwei Haustorien von einer Hülle aus Algenmembransubstanz umgeben sind, während diese den anderen fehlt. Es dürfte sich auch hier um spontan abgestorbene Haustorien handeln. Zur Annahme, daß unter normalen Umständen nur tote Haustorien eingeschlossen werden können, berechtigt auch die Tatsache, daß bei *Lecanora crenulata* in den sich blau färbenden Haustorien nie gelb gefärbte Plasmareste beobachtet wurden.

Ähnlich wie bei Blaualgenprotoplasten (Geitler, 1937) kann man manchmal auch bei jungen Gonidienzellen von *Lecanora crenulata* durch leichten Druck auf das Deckglas das Haustorium auspressen, ohne den Inhalt der Gonidie zu schädigen; es hängt dann an der ganz normal aussehenden Zelle ein fingerartiger Fortsatz mit stark lichtbrechendem, farblosem, plasmatischem Inhalt. Ob die äußerst dünne Haut dieser Ausstülpung der Gonidienzelle oder dem Pilz angehört, läßt sich infolge ihrer Zartheit mit Hilfe von Färbungsmitteln nicht sicher entscheiden. Es handelt sich wohl um die dünne Plasmagrenzschicht des Gonidienprotoplasten, was einen Beweis dafür abgeben würde, daß das Haustorium nicht in das Plasma eindringt, sondern es „zur Seite schiebt" (Geitler, 1934)*. Allerdings besteht auch die Möglichkeit, daß die in diesem Zustand stets sehr dünne Wand des Haustoriums mit der Membran der Gonidie fest verschmolzen ist, auch beim Ausdrücken mit ihr im Zusammenhang bleibt und sich nur umstülpt.

Lecanora muralis Rbh. var. *versicolor* Tuck.**. Der Thallus ist nicht homöomer, aber auch nicht im üblichen Sinne heteromer gebaut. Es besteht nämlich kein deutlicher Unterschied zwischen dem Bau von Rinde, Algenzone und Mark. Die Hyphen sind überall langgestreckt; sie begrenzen den Thallus oben durch ein dichteres Flechtwerk, darunter schließen, zu größeren Gruppen vereinigt, die sehr dicht gelagerten, manchmal dadurch deformierten Gonidien an. Diese werden nach unten zu allmählich spärlicher; eine ausgesprochene Markschicht fehlt; trotz der dichten Lagerung hat jede Gonidienzelle — wie bei allen übrigen *Cystococcus*-Flechten — eine an den inneren Luftraum des Thallus grenzende Oberfläche.

Die Durchschnittsgröße der Gonidien ist bei Exemplaren von ver-

* Wenn diese Auffassung zutrifft, so stülpen also die Haustorien den Gonidienprotoplasten ein — ähnlich wie dies Chambers und Höfler und Hofmeister an plasmolysierten Zwiebelprotoplasten durch die Einführung von Mikropipetten gelang.

** Die Bestimmung dieser Art führte Herr Hofrat Dr. Karl v. Keissler durch, wofür ich ihm auch an dieser Stelle bestens danke.

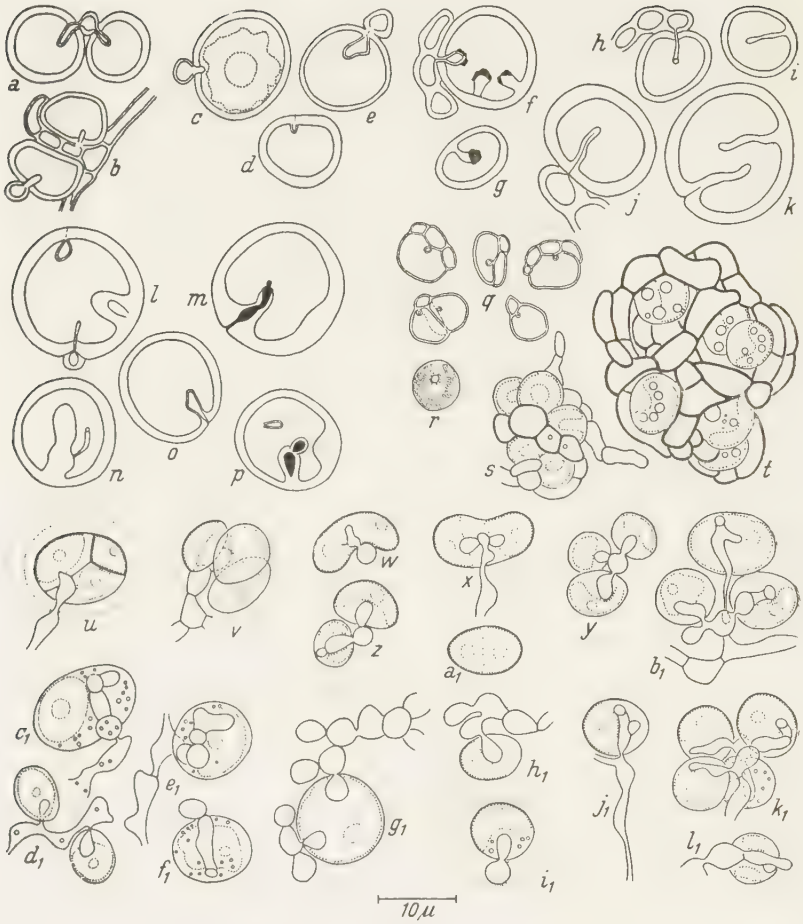


Abb. 2. Flechten mit intrazellularen Haustorien

a—g Gonidienzellen von *Lecanora muralis* var. *versicolor*, *a* zwei Haustorien von einer Pilzzelle ausgehend, *c* Haustorium in lebender Algenzelle, *f*, *g* Anlagerung von dunkel gefärbter Algenmembransubstanz an der Spitze der Haustorien; *h—k* Gonidienzellen von *Cyphelium tigillare*, *j*, *k* Haustorien von Algenmembransubstanz umgeben; *l—p Calicium nigrum*, *l* Gonidienzelle mit zwei wirksamen und einem vollständig in Algenmembransubstanz eingekapselten Haustorium, *m* neuerlicher Durchbruch eines bereits eingekapselten Haustoriums, *n* großes, keulenförmiges Haustorium von Algenmembransubstanz umhüllt, seitlicher Auswuchs von zarter Pilzmembran umgeben, *p* Haustorium „zweiter Ordnung" auch von Algenmembransubstanz umgeben (Plasma der Haustorien bei *m* und *p* schwarz wiedergegeben); *q—t Bacidia* sp., *q* Gonidienzellen mit winzigen Haustorien, *r* lebende Algenzelle mit becherförmigem Chromatophor, *t* soredienartiges Thallusklümpchen, die Gonidien enthalten Fetttröpfchen; *u—l_1 Gloeocystis*-Halbflechte, *u—y* Teilungsstadien, *u* Haustorium der Mutterzelle bei der Teilung nicht

schiedenen Standorten (vom Botanischen Garten und aus der Umgebung Wiens) und zu verschiedenen Zeitpunkten (Dezember 1939, März, Juni, November 1940) geringer als bei den anderen *Lecanora*-Arten. Ebenso bleiben die Haustorien verhältnismäßig klein, so daß es nicht möglich ist, sie tatsächlich in allen, besonders in den jungen Zellen zu sehen. Praktisch werden aber alle Gonidien im Lauf der Entwicklung von einem oder mehreren (bis drei) Haustorien befallen (Abb. 2, *a*—*g*). Ihre Gestalt ist finger- bis keulenförmig, häufig fast knopfartig. Manchmal sehen sie wie kurz gestielt oder zugespitzt aus. Ansätze zu einer Verzweigung kommen nur ausnahmsweise vor (Abb. 2, *e*). Eine Pilzzelle kann auch zwei Haustorien bilden (Abb. 2, *a*). Bei der Teilung werden die Haustorien ausgeschlossen. An der Spitze mancher Haustorien konnten im Dezember 1939 in Chlorzinkjod dunkelblau gefärbte Körnchen beobachtet werden, ähnlich den Bildungen bei *Lecanora albella* (Abb. 2, *f*, *g*). Zur vollständigen Einschließung in solcher Substanz kam es aber nicht. Stadien einer auffallenden Schädigung und eine größere Anzahl alter oder toter Zellen gab es nicht.

Verschiedene andere *Cystococcus*-Flechten

Cyphelium tigillare (Ach.), *Calicium nigrum* Schaer. (= *Calicium abietinum* Pers.), *Lecidea elaeochroma* Ach., *Lecidea ostreata* Schaer. (die beiden ersteren vom Dürrenstein, die zwei *Lecidea*-Arten aus der näheren Umgebung von Lunz; Zeit der Untersuchung April, Mai 1940) zeigen durchwegs obligate, permanente Haustorien. Die Einzelheiten des Eindringens und der Gestalt stimmen bei allen mit Ausnahme von *Cyphelium tigillare* vollständig mit dem von *Lecanora subfusca* und *Lecidea parasema* bekannten Verhalten überein. Die Haustorien von *Cyphelium tigillare* zeichnen sich durch ihre lange, fingerförmige Gestalt aus (Abb. 2, *h*—*k*).

Bei *Calicium nigrum* ist die Trennung zwischen abgestorbenen, funktionierenden und nicht normal tätigen, von Algenmembransubstanz umgebenen Haustorien nicht immer eine scharfe. Dies geht z. B. aus Abb. 2,

ausgeschlossen, *v* Haustorium der Mutterzelle ausgeschlossen, *w*—*z* Stadien des „Davonteilens" der Gonidienzelle und des neuerlichen Befalles vom Haustorium der Mutterzelle aus, a_1 normale Zweiteilung einer nicht befallenen Algenzelle, c_1 infolge des Befalles stark vergrößerte Gonidienzelle, g_1 zwei Haustorien in einer Gonidienzelle, die Hyphen außerhalb derselben rosenkranzartig angeschwollen, h_1, i_1 Eindringen der Hyphen in die Gallerte und den Protoplasten der Gonidienzellen, j_1 in der Nähe des Haustoriums angeschwollene, sonst dünne Hyphe, l_1 Auswachsen des Haustoriums zu einer normalen Hyphe nach dem Absterben der Gonidienzelle. — (*c*, *i*, *r*—g_1, j_1—l_1 in Wasser, h_1, i_1 nach Behandlung mit Rutheniumrot, die übrigen Figuren nach Behandlung mit Chlorzinkjod, der Inhalt zum Teil ausgedrückt)

m, n, p, hervor, wo bereits eingeschlossene Haustorien noch einmal die Algenmembran durchbohrt haben. Ob in allen Fällen die Gonidien zu diesem Zeitpunkt noch lebten, läßt sich zwar nicht unmittelbar feststellen, aber für den auf Abb. 2, *p*, dargestellten Fall indirekt erschließen, da hier auch das Haustorium „zweiter Ordnung" wieder von Zellulose umgeben ist; um eine gewöhnliche Verzweigung kann es sich nicht handeln, da Seitenzweige mit einer breiteren Basis am Hauptast festsitzen, was hier nicht zutrifft. Weiteres Wachstum der Haustorien nach dem Tod der Gonidien dürfte ebenfalls vorkommen, da in unverletzten, abgestorbenen Gonidien anscheinend lebende Haustorien zu finden sind, die auch hier offenbar die Plasmareste der toten Gonidienzellen aufnehmen können. Die verhältnismäßig große Zahl leerer und abgestorbener Gonidien muß aber nicht die Folge großer Angriffskraft des Pilzes sein, da die vorangegangene, besonders ungünstige Witterungsperiode auch zur Schädigung der Algen beigetragen haben kann.

2. Obligate, permanente Haustorien bei einer *Pleurococcus*-Flechte

Der Thallus einer vorderhand nicht näher bestimmbaren *Bacidia*-Art besteht aus einer dünnen Kruste von größeren und kleineren soredienartigen Gruppen von Gonidien, die von Pilzhyphen durchsetzt und fest umschlungen sind (Abb. 2, *t*)*. Diese Klümpchen wachsen auf einem Baumstumpf bei Lunz zwischen Gallerte von *Epigloea* oder unmittelbar auf dem modrigen Holz. Die größeren Teilchen setzen sich aus kleineren Einheiten von je vier oder zwei Algen zusammen (Abb. 2, *s*). Nach dem becherförmigen Chromatophor, der Vermehrung durch Zweiteilung und der zentralen Lage des Kernes zu schließen, gehört die Gonidie der Gattung *Pleurococcus* MENEGHINI an (Abb. 2, *r*). Bis auf ihre durchschnittlich geringere Größe (4,5 bis 8 μ Durchmesser) stimmt sie mit *Pleurococcus vulgaris* NAEG. (= *Protococcus viridis* AGARDH) überein.

Die Haustorien sind winzig klein. In Gonidien mit unverletztem Chromatophor sieht man sie höchst selten. Man erkennt jedoch oft die Stelle, wo sie eindringen, daran, daß die Algenmembran hier von dicht anliegenden Pilzzellen eingedellt wird. In ausgedrückten und mit Chlorzinkjod gefärbten Gonidienzellen kann man knopfförmige, farblose Haustorien erkennen (Abb. 2, *q*). Ob durchwegs alle Gonidien befallen werden, läßt sich nicht mit unbedingter Sicherheit feststellen, da zwischen und unter den Körnchen der *Bacidia* verschiedene andere Algen vor-

* Die Bestimmung auf Grund von Apothezien und Sporen führt zu *Bacidia sphaeroides* (DICKS.) ZAHLBR.; Vorkommen, Farbe usw. stimmen aber mit *Bacidia sphaeroides* nicht überein. Möglicherweise handelt es sich um eine neue Art. Um dies endgültig feststellen zu können, müßte aber noch mehr Material von verschiedenen Standorten zu verschiedenen Zeitpunkten untersucht werden.

kommen, die sich in ausgedrücktem Zustand nicht von der Gonidie unterscheiden lassen. Wo man aber durch anhaftende Pilzzellen oder charakteristische Gestalt (infolge des gegenseitigen Druckes in den Klümpchen und des Anpressens des Pilzes) die Zugehörigkeit der betreffenden Alge zur Flechte erkennen kann, findet man fast immer Haustorien. Es handelt sich daher aller Wahrscheinlichkeit nach um obligate, permanente Haustorien. Ähnlich gestaltete Haustorien sind aus dem Flechtenreich nicht bekannt. Ihre Form, keineswegs aber ihre Größe, kommt der der Haustorien von *Cystopus candidus* (= *Albugo candida*) am nächsten.

Einzelheiten des Eindringens kann man nicht unterscheiden, da die Membranen von Pilz und Alge so dünn sind, daß man sie an der Berührungsfläche gar nicht getrennt wahrnimmt. Der Pilz legt sich meist in der Furche zwischen zwei geteilten Zellen an, drängt diese auseinander und entsendet auch von dort das Haustorium.

Mehr als ein Haustorium wurde nie beobachtet. Absonderung von Zellulose um das Haustorium kommt nicht vor. Tote Gonidien fehlen so gut wie vollkommen. Der Nährstoffentzug durch den Pilz scheint in mäßigen Grenzen zu bleiben, da rund um das Pyrenoid am Grunde des becherförmigen Chromatophors Stärkekörnchen gespeichert werden (Mitte September).

3. Eine Halbflechte mit *Gloeocystis rupestris* als Gonidie

Die hier behandelte Halbflechte mit *Gloeocystis rupestris* (Lyngb.) Rabenh. als Gonidie wächst zwischen Rasen von *Hormidium flaccidum*, verschiedenen Blaualgen und Pilzen auf einem Schindeldach in der Nähe der Biologischen Station Lunz. Neben pilzfreien Lagern von *Gloeocystis rupestris* kommen solche vor, in denen jede Algenzelle ein oder manchmal zwei Haustorien enthält. Außerdem findet man Stellen, wo der Pilz erst wenige oder noch nicht alle Algen befallen hat. Fruchtkörper kommen nur spärlich vor; ihre Zugehörigkeit zur Flechte ließ sich im Durcheinander von Algen und verschiedenen Pilzen vorderhand noch nicht mit Sicherheit nachweisen. Die Bezeichnung Halbflechte wurde aber nicht aus diesem Grunde, sondern deshalb gewählt, weil weder Pilz noch Gonidie weitgehend spezialisiert sind. Der Pilz befällt ab und zu auch *Hormidium*-Zellen; anderseits kommt die Alge in größeren Lagern völlig pilzfrei vor. Es herrscht also kein festes Gleichgewicht wie bei anderen Flechten, wo höchstens ein kleiner Prozentsatz von Algen zeitweise frei lebt (z. B. bei den Pyrenopsidaceen, Geitler, 1937) oder bei Störung des ausgeglichenen Zustandes ein Partner — meistens die Alge — selbständig werden kann (z. B. *Trentepohlia aurea* in *Gyalecta cupularis* [Reinke, 1896])*.

* Die von Zukal (1891) beschriebenen Halbflechten sind höchstwahrscheinlich nur Pilze, die zufällig in Algenkolonien wachsen, wie dies häufig

Die freilebenden Algenzellen sind im allgemeinen kleiner und weniger dicht gelagert als die vom Pilz ergriffenen. Der muldenförmige Chromatophor nimmt von oben gesehen normalerweise den größten Teil des Zellraumes ein; in der Seitenansicht reicht er ungefähr bis zur Hälfte des Zelldurchmessers. In Gonidien dagegen, die infolge des Eindringens von Haustorien, wie gewöhnlich, vergrößert sind, ist der Chromatophor im Verhältnis zum Zellvolumen kleiner (Abb. 2, c_1). Auffallend ist auch, daß die Algen in pilzfreien Lagern weitere Gallerthüllen haben als in solchen Teilen, wo sie vom Pilz befallen sind. Ob dies darauf beruht, daß die infizierten Zellen weniger Membransubstanz bilden können oder darauf, daß ihre Teilungsfrequenz gegenüber freien Algen erhöht ist, läßt sich schwer entscheiden. Die Vergrößerung und die weiter unten geschilderte Schädigung mancher Gonidien sprechen eher für die erstere Annahme, Stadien von Zweier- und Vierergruppen von Gonidienzellen, die sich dem Pilz anscheinend „davongeteilt" haben, für das Gegenteil (Abb. 2, *u*—*z*).

Der Pilz bildet dort, wo er nur wenig oder gar nicht mit der Alge in Verbindung steht, langgestreckte, dünne Hyphen (Abb. 2, j_1). An Stellen, wo ein Haustorium in eine Gonidie entsendet wird, schwillt die betreffende Hyphe an und nimmt unregelmäßige und manchmal fast rosenkranzartige Formen an (Abb. 2, g_1). Die Einschnürung zwischen den Anschwellungen kann mitunter so eng sein, daß man nicht mehr feststellen kann, ob es sich tatsächlich um eine solche oder um Zellgrenzen handelt; meistens sind aber die Pilzzellen verhältnismäßig lang.

Die Haustorien der *Gloeocystis*-Halbflechte sind nicht so weitgehend spezialisiert wie die der *Cystococcus*-Flechten. Ihre Gestalt weicht von der gewöhnlicher Hyphen nicht auffallend ab. Unterteilung durch Querwände im Inneren der Gonidie wurde mehrmals beobachtet. Nach dem Absterben der Alge kann das Haustorium wieder zu einer normalen Hyphe auswachsen (Abb. 2, l_1). Bei der Teilung einer befallenen Gonidie bildet das Haustorium der Mutterzelle Seitenzweige, die gleich wieder in die Tochterzellen eindringen können (Abb. 2, *x*).

Der Eintritt in festere Gallerthüllen und besonders in den Protoplasten der Gonidien erfolgt mit einer Verdünnung der Hyphe an der Grenzfläche (Abb. 2, b_1, d_1, h_1, i_1). Da häufig zu beiden Seiten dieser Fläche eine starke Anschwellung entsteht, gewinnt man auch hier den Eindruck, als ob es sich um Zellgrenzen handeln würde, was aber nur selten wirklich zutreffen dürfte (Abb. 2, f_1). Haustorien, die während der Teilung aus dem Haustorium der Mutterzelle entstehen und gleich in die Tochterzellen dringen, sind naturgemäß nicht verengt (Abb. 2, *u*, *x*).

---

vorkommt und schon häufig Anlaß zu Verwechslungen von Pilzen mit Flechten gegeben hat. — TOBLER möchte unter dem Begriff Halbflechte zwar gefestigte, aber unvollkommene Zustände von Flechten verstehen, die sich unter ungünstigen Bedingungen herausgebildet haben.

Auch nachträgliche Erweiterung an der Eintrittsstelle in den Protoplasten kommt bei älteren Haustorien manchmal vor. Daß auch Gallerthüllen den Hyphen einen gewissen Widerstand bieten, beweist deren Eindellung (Abb. 2, h_1). Die Haustorien bilden in den Algen Seitenzweige und Windungen, dringen dabei aber meist nicht in den Chromatophor ein (Abb. 2, b_1, c_1, e_1, k_1).

Unabhängig vom Befall finden sich kleine Fettröpfchen in Alge und Pilz. Ende September war in allen nicht infizierten Algenzellen reichlich Stärke vorhanden, die Gonidien zeigten dagegen mit wenigen Ausnahmen keine oder weniger Stärke. Deutliche Stadien einer Schädigung ließen sich nicht feststellen, doch übertraf die nicht sehr hoch liegende Zahl der abgestorbenen Gonidien die der freien toten Algen. Die Reste der zugrunde gegangenen Gonidien werden vom Pilz nicht aufgenommen, sie lassen zunächst das Pyrenoid nicht mehr erkennen, schrumpfen, verfärben sich dunkelgrün und haften dem zu einer Hyphe auswachsenden Haustorium seitlich an (Abb. 2, l_1).

Die Entstehung und das Eindringen der Haustorien geht nicht etwa wie bei *Synalissa* (Bornet, Geitler, 1933, 1937) streng synchron mit der Teilung der Gonidien vor sich. Doch gibt es Stadien, wo sich die Gonidien dem Pilzbefall anscheinend durch Teilung „zu entziehen suchen", das Haustorium jedoch in die Teilprodukte wieder Seitenzweige entsendet (Abb. 2, *w*—*z*). Die Teilungsebene führt dann durch die Längsachse des Haustoriums. Bei rascher Aufeinanderfolge von zwei Teilungsschritten wird das Haustorium häufig ausgeschlossen (Abb. 2, *v*); es bildet unregelmäßige Verzweigungen, die wieder in die einzelnen Algenzellen eindringen (Abb. 2, b_1, k_1).

Es handelt sich in diesem Falle um eine Halbflechte und nicht einfach um Parasitismus, weil der Großteil der Algen trotz des Pilzbefalles am Leben bleibt und seine Teilungsfähigkeit behält. In dieser Hinsicht und auch insofern, als es neben befallenen auch pilzfreie Lager der Alge gibt, herrscht große Ähnlichkeit mit *Epigloea bactrospora*. Im großen Ganzen läßt sich die Halbflechte als Gegenstück zu *Synalissa* auffassen: *Synalissa* besitzt als Gonidie *Gloeocapsa*, die Parallelform zu *Gloeocystis*, unter den Blaualgen. Im Unterschied zur *Gloeocystis*-Flechte besitzt aber *Synalissa* keine Haustorien, sondern Appressorien, und der Zusammenhang von Pilz und Alge ist stabilisierter.

II. Intramembranöse Haustorien bei Protococcalen- und Ulotrichalen-Gonidien

1. *Cystococcus*-Flechten

Cystococcus ist die Alge, die am häufigsten als Flechtengonidie auftritt, so bei den auffallendsten und weit verbreiteten Blatt- und Strauchflechten aus den großen Familien der *Parmeliaceae*, *Usneaceae*,

Physciaceae und *Thelostichaceae*, bei der Mehrzahl der *Cladoniaceae* und bei vielen anderen Familien. Obwohl einzelne Vertreter schon des öfteren untersucht wurden, herrschte bis jetzt im allgemeinen keine richtige Vorstellung über die Art der Verbindung von Pilz und Gonidie (vgl. unter „Stand des Wissens").

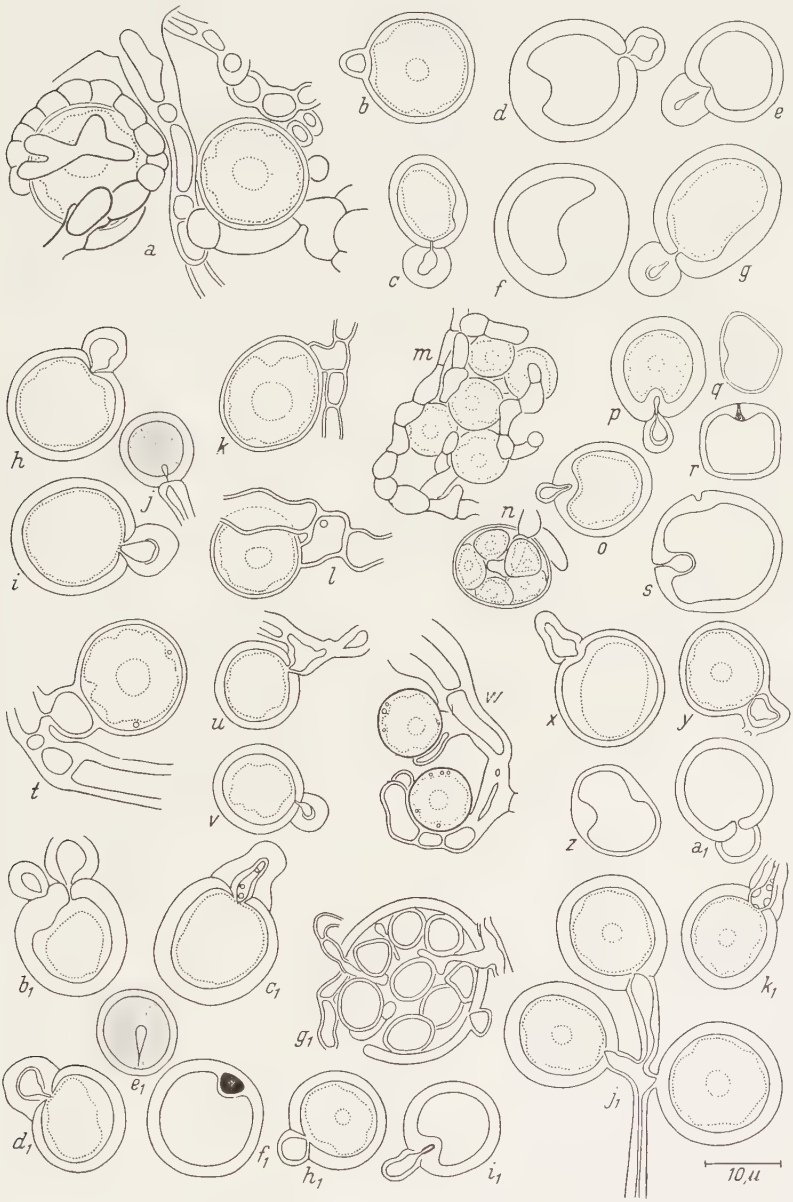
Meine Untersuchungen beziehen sich auf Vertreter der genannten und einiger anderer Familien. Auch hier stellte es sich wieder heraus, daß innerhalb der größeren oder kleineren systematischen Einheiten große Übereinstimmung herrscht. Das allen Fällen Gemeinsame soll an den Parmeliaceen und Usneaceen gezeigt werden.

Parmeliaceae und *Usneaceae*

Wie aus meinen Untersuchungen und der kritischen Wertung älterer Angaben hervorgeht, ist der Zusammenhang von Pilz und Gonidie bei

Abb. 3. Flechten mit intramembranösen Haustorien

a—j Parmelia physodes, *a* Aufbau der Gonidienzone (Thallus quer), *b* lebende Gonidienzelle, mit dieser fest verbunden eine Pilzzelle, *c—h* verschiedene Stadien der Ausbildung und Ausschaltung intramembranöser Haustorien, *i* maximale Ausbildung eines intramembranösen Haustoriums, das dem Gonidienprotoplasten breit anliegt, *j* ausnahmsweise weit vorgedrungenes Haustorium, der Gonidienprotoplast in seiner Umgebung schwächer gefärbt; *k—s Parmelia sulcata*, *k*, *l* Gonidienzellen mit „Appressorien", *m* Umschlingung junger Gonidienzellen durch nicht besonders differenzierte Hyphen, *n* Eindringen einer Hyphe durch die Membran der Mutterzelle in eine Gruppe von Autosporen, *o*, *p* Membranverdickungen über intramembranösen Haustorien, *q* Membranverdickung an einer jungen, dünnwandigen Algenzelle, *r* Einlagerung von dunkel gefärbter Membransubstanz in der Wand der Algenzelle an Stelle des intramembranösen Haustoriums, *s* ausnahmsweise weit vorgedrungene Hyphe von Algenmembransubstanz umgeben; *t—w Evernia prunastri*, *t* „Appressorium", *u*, *v* intramembranöse Haustorien, *w* Umschlingung junger Gonidienzellen; *x Parmelia caperata*, intramembranöses Haustorium bereits durch Membranverdickung der Gonidienzelle ausgeschaltet; *y Parmelia glauca*, wirksames, intramembranöses Haustorium; *z Parmelia scortea*, Gonidienzelle mit Membranverdickungen; a_1 *Parmelia subaurifera*, Gonidienzelle mit Tragzelle eines intramembranösen Haustoriums, Inhalt ausgedrückt; b_1—e_1 *Parmelia furfuracea*, b_1—d_1 wirksame und ausgeschaltete intramembranöse Haustorien, e_1 ausnahmsweise weit vorgedrungenes Haustorium, von hellem Hof des Gonidienprotoplasten umgeben; f_1 *Ramalina fraxinea*, Gonidienzelle mit Membranverdickung; g_1—i_1 *Cetraria pinastri*, g_1 abnormal aussehende Hyphen zwischen Autosporen, h_1 wirksames, intramembranöses Haustorium, i_1 intramembranöses Haustorium von einer dünnen, dunkel gefärbten Schicht von Algenmembransubstanz und einer großen Membranverdickung umgeben; j_1, k_1 *Cetraria islandica*, Gonidienzellen mit intramembranösen Haustorien. — (*a*, *b*, *k—n*, *t*, *w* in Wasser, *j*, e_1 nach Fixierung mit Jodjodkalium und Quellung in Schwefelsäure mit Methylviolett gefärbt, die übrigen Figuren nach Behandlung mit Chlorzinkjod, Inhalt zum Teil ausgedrückt)


a
b
c
d
e
f
g
h
i
j
k
l
m
n
o
p
q
r
s
t
u
v
w
x
y
z
a_1
b_1
c_1
d_1
e_1
f_1
g_1
h_1
i_1
j_1
k_1
10 μ

Parmeliaceen und Usneaceen weitgehend gleichartig. Diese Familien können daher gemeinsam besprochen werden.

Sechs Arten aus der Gattung *Parmelia* [*Parmelia sulcata* TAYL., *P. scortea* ACH., *P. subaurifera* NYL., *P. caperata* ACH., *P. physodes* ACH., *P. furfuracea* ACH. (= *Evernia furfuracea* E. FR.)], drei *Cetraria*-Arten [*Cetraria glauca* (L.) ACH., *C. islandica* (L.) ACH., *C. pinastri* (SCOP.) S. GRAY] und die Usneaceen *Evernia prunastri* ACH. und *Ramalina fraxinea* ACH. wurden von Januar bis September 1940 fortlaufend und wiederholt untersucht. Material aus Lunz erwies sich als günstiger als solches der Wiener Umgebung, das durch verschiedene Umstände, wahrscheinlich durch den pannonischen Klimaeinfluß, offenbar gehemmt war und auch den strengen Winter 1939/40 schlecht überstand. Äußerlich gehemmte Exemplare zeigten die Ausbildung der intramembranösen Haustorien nicht so deutlich wie üppig wachsende Thalli aus dem Lunzer Schloßpark, die dort sogar Apothezien trugen, was für viele Parmeliaceen eine große Seltenheit ist. Die Haustorienbildung ist offenbar ein Anzeichen für gutes Gedeihen im allgemeinen.

Übereinstimmend stellte sich für die aufgezählten Arten folgendes heraus. In jungen Randteilen der Thalli kann man keine besondere Ausgestaltung der Pilzzellen innerhalb der Gonidienzone erkennen (Abb. 3, *m*, *w*). Der Aufbau ist verhältnismäßig dicht, die Hyphen sind stark gewunden, drängen sich zwischen die jungen Algenzellen und dringen auch durch die Membran der Mutterzelle in Gruppen junger Autosporen ein (Abb. 3, *n*, g_1); zwischen diesen wachsen sie lebhaft und berühren sie an mehreren Stellen. In älteren Thallusteilen ist der Aufbau etwas lockerer, unmittelbar unter der Rinde jedoch ähnlich wie am Rand, nur daß die Gonidien- und Hyphenzellen größer sind. Gegen das Mark zu kann man dagegen feststellen, daß an Seitenzweigen oder manchmal am Ende langgestreckter, auf weite Strecken frei verlaufender Hyphen sich einzelne, häufig kurze Zellen von ganz verschiedenartiger Gestalt ausbilden, die sich so dicht an die Wand der Gonidienzellen anlegen, daß man an dieser Stelle Algen- und Pilzmembran nicht gesondert erkennen kann. Abgestorbenen Gonidienzellen werden von diesen „Appressorien" infolge Nachlassens des Turgordruckes eingedellt. Je nach dem Bau der einzelnen Arten schwankt die morphologische Ausbildung der „Appressorien". So findet man an jeder älteren Gonidienzelle von *Parmelia sulcata* oder *Evernia prunastri* ein, oder seltener zwei besonders gestaltete „Appressorien" (Abb. 3, *k*, *l*, *t*); bei *Parmelia physodes* und *Ramalina fraxinea*, deren Thallus dichter gebaut ist, sind sie meist nicht von anderen Zellen zu unterscheiden (Abb. 3, *a*). Hebt man die Algenzone von *Parmelia physodes* ab und zerlegt sie durch leichtes Hin- und Herschieben des Deckglases, so findet man vollständig aus dem Verband gelöste Gonidien, an denen eine oder zwei Pilzzellen hängen, die sich

aber morphologisch nicht von anderen Pilzzellen der Gonidienschichte unterscheiden (Abb. 3, *b*). Es gibt also auch hier unter den vielen mit der Alge in Berührung stehenden Hyphenzellen einzelne, die mit ihr fest verbunden sind. In diesen Zellen und den „Appressorien" von *Parmelia sulcata* u. a. findet man oft Öl.

Daß es „Appressorien" gibt, ist schon vor den Untersuchungen Schwendeners bekannt gewesen; damals faßte man sie vielfach als die Stellen auf, wo die Gonidien von den Hyphen abgegliedert würden. Seither sind sie nach Nienburg (1926) von allen Forschern, die sich mit diesen Fragen beschäftigt haben, erwähnt worden. Bevor auf neuere Untersuchungen eingegangen wird, soweit dies erforderlich ist, soll der wahre Sachverhalt geschildert werden.

Bei Beobachtung durch längere Zeiträume sieht man, daß es nicht nur bei einer Abplattung und beim Festwachsen der Pilzzelle an der Gonidienmembran bleibt. Bloßes Aneinanderhaften trifft nur für die Zeit von ungefähr Anfang September bis Anfang April zu. Offenbar am Beginn des neuen Wachstums des Pilzes im Frühjahr dringt ein feiner, anscheinend gar nicht, vielleicht aber sehr dünn behäuteter Plasmafaden vom Protoplasten der Pilzzelle ausgehend in die Membran der Gonidie ein, bis er schließlich bis zu deren Plasma reicht (Abb. 3, *c*, *v*). Häufig zieht sich der Plasmafaden bei Färbung mit Chlorzinkjod zurück (Abb. 3, *e*, *g*)*. Man erkennt dann über dem spitz zur Algenmembran zulaufenden Pilzprotoplasten einen sehr feinen Kanal in der Algenwand. Offenbar, weil die Gonidien immer wieder sich teilen und frisch befallen werden, bleibt dieser Kanal zunächst sehr dünn. Erst von Anfang Juni an, wenn die Teilungsintensität der Gonidien nachläßt, kann er allmählich erweitert werden (Abb. 3, *h*, c_1, d_1, h_1 und Abb. 4, *a*, *b*). Schließlich schwillt der Pilzprotoplast in und außerhalb der Gonidienmembran dick an und vergrößert damit seine Berührungsfläche mit dem Algenprotoplasten (Abb. 3, *i*, *y*, j_1, k_1, Abb. 4, *d*). Seine Gestalt ist verschiedenartig, manchmal birnförmig, wie dies Danilov für *Ramalina* abbildet. Die Wand des Pilzes kann man in der Algenmembran fast nie verfolgen, sie wird dort offenbar äußerst dünn. Die freie Oberfläche des „Appressoriums" divergiert häufig an der Ansatzstelle und legt sich der Algenmembran so an, daß es manchmal den Eindruck erweckt, als ob die Wand des Pilzes dort endigen würde (Abb. 3, c_1, d_1, k_1, Abb. 4, *a*, *b*).

Diese Zustände findet man, wie mir scheint, zur Zeit der günstigsten Lebensbedingungen für die Flechte, in Lunz ungefähr von Anfang Juni bis Anfang August. Mit größter Wahrscheinlichkeit alle, sicher die Mehrzahl der Gonidienzellen werden im Laufe ihrer Entwicklung von solchen intramembranösen Haustorien befallen.

* In ungefärbtem Zustande kann man solche Feinheiten nicht sehen; andere Fixierungs- und Färbungsmittel erweisen sich auch nicht als günstiger.

Die Bezeichnung „Appressorium" kann nicht aufrecht erhalten bleiben, da man mit diesem Ausdruck den Begriff einer morphologischen Differenzierung gewisser Zellen verbindet und dabei das Vorhandensein einer wenn auch dünnen Eigenmembran des Gonidienprotoplasten annimmt. Bei der Mehrzahl der Flechten unterscheiden sich aber die Zellen, die intramembranöse Haustorien bilden, nicht von anderen;

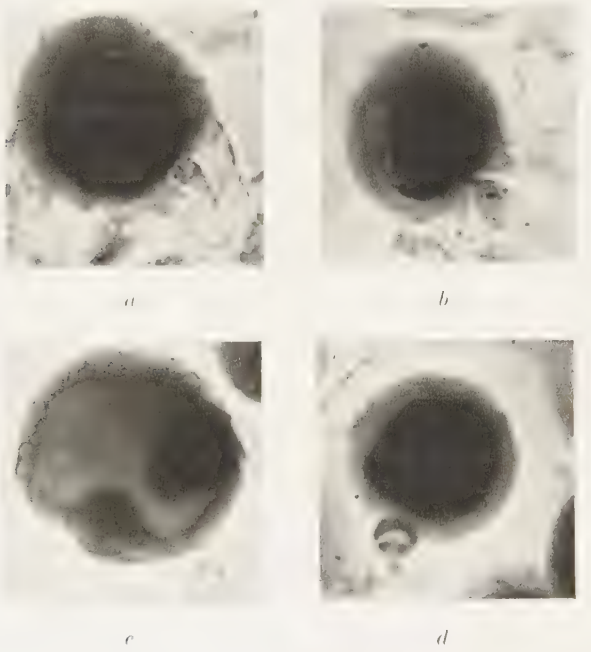


Abb. 4. *a*—*c Parmelia furfuracea*, *a*, *b* Gonidienzellen mit intramembranösen Haustorien (die gleichen Zellen wie in Abb. 3, c_1, d_1 gezeichnet), *c* Gonidienzelle mit zwei Membranverdickungen (eine davon unterhalb der Einstellebene); *d Cetraria islandica*, Gonidienzelle mit birnförmig angeschwollenem intramembranösem Haustorium. — (*a*—*d* nach Behandlung mit Chlorzinkjod, Vergrößerung ungefähr 1650fach)

das Eindringen in die Membran der Gonidien und bis zu deren Protoplasten ist ein grundlegendes Merkmal dieser Organe, die man daher besser als intramembranöse Haustorien bezeichnet.

Der Zustand der maximalen Ausbildung der intramembranösen Haustorien tritt bei gleichalten Gonidien nicht gleichzeitig ein, und da er auch nicht sehr lange erhalten bleiben dürfte, findet man in einem Schnitt durch einen älteren Thallusteil eben erst angebohrte Gonidien, maximal ausgebildete Haustorien und solche, die schon wieder ausgeschaltet sind. Die Ausschaltung erfolgt im Herbst schließlich bei allen Haustorien

infolge Abscheidung von Membransubstanz durch die Gonidien (Abb. 3, *e*, *o*, *p*, *x*, i_1). Das Haustorium stirbt in vielen Fällen hierbei noch nicht ab, sondern dringt weiter vor, was neuerliche Abscheidung von Membransubstanz der Gonidie zur Folge hat (Abb. 3, *p*, i_1). Schließlich entstehen auf diese Art kleine bis verhältnismäßig sehr große Verdickungen in der Algenmembran (meist kleine bei *Parmelia sulcata*, *Parmelia caperata* u. a., deren Gonidien dünnwandig sind; große bei *Parmelia physodes*, *Parmelia furfuracea* und *Evernia prunastri*, die dickwandige Gonidien haben; Abb. 3, *d*, *f*, *q*, *x*, *z*, f_1, Abb. 4, *c*).

Die Entstehung der charakteristischen lokalen Membranverdickungen kann nicht nur als normaler Wachstumsvorgang, also durch bloße Anlagerung von Membransubstanz während der allgemeinen Wandverdickung erklärt werden, da die Anschwellungen in der Membran gewöhnlich größer sind, als der Membrandicke entsprechen würde; es erfolgt vielmehr eine örtlich streng begrenzte, besonders intensive Absonderung von Membransubstanz.

Je nachdem, wieviele Gonidien sich nach diesem Vorgang noch teilen können, findet man während des Winters an einer größeren oder kleineren Anzahl von Algen Verdickungen. Dieses Verhalten scheint für die einzelnen Arten innerhalb gewisser Grenzen konstant zu sein. So wurden an zahlreichen Exemplaren von *Parmelia physodes*, *Parmelia furfuracea* und *Evernia prunastri* im April Verdickungen in großer Zahl gefunden, während bei *Parmelia sulcata*, *Parmelia caperata* und *Parmelia subaurifera* die Membran der Gonidien dünn und die Zahl der Verdickungen gering war. In den Verdickungen kann man manchmal noch einen helleren Kanal feststellen. Eine in Chlorzinkjod dunkler als die sonstige Membran gefärbte Ausfüllung des Kanals oder linsenförmige Einschlüsse in den Verdickungen wurden ab und zu beobachtet, bilden aber eine Ausnahme (Abb. 3, *r*, f_1). In vielen Fällen dürfte durch den Turgordruck die Membran so gedehnt und die Verdickung nach außen gedrückt werden, daß Haustorium und Kanal hinaus befördert werden; dies läßt sich daraus schließen, daß an manchen Zellen der Verdickung im Inneren außen eine Anschwellung entspricht.

In welchem Alter der Befall der Zellen erfolgt, läßt sich nicht unmittelbar erkennen. Die Membran junger Algen ist so dünn, daß man in ihr keine Einzelheiten sehen kann. Man bemerkt nur manchmal eine schwache Einbuchtung, die durch besonders eng anliegende Pilzzellen hervorgerufen wird, und findet auch des öfteren an jungen, dünnwandigen Gonidienzellen Verdickungen (Abb. 3, *q*). Da von der Beobachtung eines feinen Kanals bis zur Beobachtung von breiten, intramembranösen Haustorien ein Monat verstrich, die Entwicklung also recht langsam vonstatten geht, ist es sehr wahrscheinlich, daß sich junge Gonidien im Thallusrand dem Haustorium ständig „davonteilen" und daß man deshalb in ihnen nie voll ausgebildete Haustorien sehen kann.

Eine unmittelbare Schädigung der Gonidien durch die Wirkung der Haustorien läßt sich nicht feststellen. Stärke konnte von Mitte März an durchwegs in kleinerem und größerem Maße nachgewiesen werden. Zu Beginn der günstigen Wachstumsbedingungen war sie reichlich vorhanden; mit dem Ansteigen der Teilungsrate der Algenzellen in den darauffolgenden Monaten konnte offenbar weniger gespeichert werden. Im Hochsommer, als die Teilungsfrequenz im allgemeinen wieder sank, enthielten die Gonidien trotz der nun sehr intensiven Haustorienbildung in einzelnen Fällen reichlichst Stärke, wenn auch durchschnittlich vielleicht etwas weniger als im Frühjahr. Eine mittelbare Schädigung der Gonidien ist wohl insofern vorhanden, als viele Algenzellen offenbar infolge des Befalles altern, ihre Teilungsfähigkeit verlieren und letzten Endes absterben; nur am Thallusrand bleibt eine größere Zahl teilungsfähig, eben hier werden aber höchstens kleine Haustorien gebildet.

Die geschilderten Zustände wurden bei *Parmelia sulcata*, *P. physodes*, *P. furfuracea*, *Cetraria glauca*, *C. islandica*, *C. pinastri* und *Evernia prunastri* im einzelnen genau verfolgt. Bei den restlichen Arten wurde aus dem Vorhandensein von Verdickungen und Kanälen im April auf die gleiche Ursache wie in den untersuchten Fällen geschlossen.

Ramalina fraxinea konnte in der Umgebung von Lunz nur ein einziges Mal, und zwar im Schloßpark gefunden werden. Neben Verdickungen, die sich in Chlorzinkjod wie die übrige Membran färbten, kamen bei dieser Flechte häufig Anschwellungen vor, die einen dunkelblau gefärbten, linsenförmigen Einschluß enthielten (Abb. 3, f_1). Daraus kann man schließen, daß im allgemeinen intramembranöse Haustorien gebildet werden. Vielleicht kommt es aber unter Umständen, die der Verbreitung der Flechte nicht zuträglich sind, auch öfter zu heftigeren Angriffen von seiten des Pilzes, die durch dichtere Membransubstanz radikal unwirksam gemacht werden.

Gewöhnlich läßt die Gonidie bei Parmeliaceen und Usneaceen das Haustorium nur bis zur Oberfläche ihres Protoplasten vordringen. Daß der Pilz an und für sich die Fähigkeit hätte, noch weiter zu wachsen, beweisen Ausnahmsfälle, in denen die Haustorien ins Innere der Gonidien reichen (Abb. 3, j, e_1). Daß hierfür wahrscheinlich eine gewisse Schwächung der Gonidien Voraussetzung ist, geht vielleicht aus Versuchen WALLERTS hervor, die zwar an *Xanthoria parietina* durchgeführt wurden, bei der aber ganz ähnliche Verhältnisse wie bei Parmeliaceen und Usneaceen herrschen (vgl. weiter unten). Er fand in frischem Material keine intrazellulären Haustorien, in längere Zeit im Dunkeln gehaltenen Exemplaren dagegen zahlreiche eingedrungene Hyphenenden. Das Eindringen von Hyphen in noch lebende Algen konnte auch ich bei Durchmusterung einer großen Zahl von Gonidienzellen, z. B. bei *Parmelia physodes*, *Parmelia furfuracea* und *Evernia prunastri* hie und da beobachten. Solche

seltene Einzelfälle und teilweise erst nach dem Tod der Gonidie eingedrungene Hyphen stellen offenbar auch die Abbildungen Nienburgs (1917) dar. Sie als regelrechte intrazelluläre Haustorien zu deuten, wie dies Wallert und Nienburg tun, scheint mir allerdings nicht berechtigt. Häufig werden solche „Haustorien" von Zellulose umgeben und ausgeschaltet, obwohl sie, wie Lebendbeobachtung vor der Behandlung mit Chlorzinkjod erweist, nicht etwa abgestorben sind. Frühzeitig eingedrungene und nachträglich wieder eingekapselte Hyphen konnte ich an *Parmelia sulcata* einige Male beobachten (Abb. 3, *s*). Außerdem dringen bei allen *Cystococcus*-Flechten in abgestorbene Gonidien sofort Hyphen ein, die den freigewordenen Raum und wohl auch die Plasmareste ausnutzen. Sie sehen intrazellulären Haustorien manchmal täuschend ähnlich, was vielfach — und besonders bei einseitiger Verwendung von fixiertem Material — Anlaß zu Verwechslungen gab.

So beschreibt Wallert für *Parmelia sulcata* intrazelluläre Haustorien „in großer Zahl", nämlich 24 und 19%; da er nur fixiertes Material verwendete, an dem er offenbar den Lebenszustand der Gonidien nicht mit Sicherheit erkennen konnte, dürfte er dabei solche Fälle mitgezählt haben, wo Hyphen in abgestorbene Algenzellen hineingewachsen waren. Auch von den tatsächlich in lebende Gonidienzellen eingedrungenen Hyphen dürfte nur ein kleiner Teil wirklich als Haustorien funktioniert haben und der Großteil von Algenmembransubstanz umschlossen gewesen sein (Zellulosereaktionen wurden nicht durchgeführt). Bei *Cetraria tenuissima* (L.) Wain. dürfte Wallert der gleiche Irrtum unterlaufen sein, da die von mir untersuchten Cetrarien genau die gleichen Verhältnisse wie die übrigen Parmeliaceen zeigten. Mitte Juli waren z. B. bei *Cetraria islandica* praktisch alle Gonidienzellen von intramembranösen Haustorien befallen. Bei der allgemein herrschenden Übereinstimmung ist es kaum zu erwarten, daß eine Art aus diesem Verwandtschaftskreis sich abweichend verhält.

Danilov hat angeblich bei *Parmelia furfuracea* und *Evernia prunastri* ein „Haustorialnetz" mit Knoten gefunden, wie es schon von Schneider (laut Danilov) ähnlich beschrieben worden sein soll, seither aber trotz zahlreicher Nachprüfungen nicht wieder aufgefunden werden konnte. Wie aus seinen Abbildungen hervorgeht, dürfte ihm ein mehrfacher Irrtum unterlaufen sein. Die an der Berührungsstelle von Hyphe und Gonidienzelle ausgehenden „dünnen Sprossungen, welche nach dem Inneren der Gonidialzelle vordringen", sind nichts anderes als intramembranöse Haustorien. Dem „Netz dünner Hyphenfäden, die sich auf der Oberfläche des Protoplasten verästeln", dürfte eine Verwechslung mit dem Oberflächenbild des Chloroplasten zugrunde liegen. Die Lappen des Chromatophors greifen manchmal tatsächlich so ineinander, daß

zwischen ihnen ein regelmäßiges, feinmaschiges Netz zu liegen scheint — in Wirklichkeit sind es die Aussparungen zwischen den Lappen. Schließlich dringen nach dem Absterben der Gonidienzellen, manchmal gerade von der Stelle aus, wo sich das intramembranöse Haustorium bzw. eine Verdickung befand, Hyphen in deren Inneres; erfolgt dies bald nach dem Absterben, so bleiben sie unter den hier offenbar sehr günstigen Ernährungsbedingungen dünnwandig, wachsen sehr rasch und unregelmäßig und nehmen die von DANILOV abgebildeten Formen an. Dringen die Hyphen dagegen erst längere Zeit nach dem Absterben in die Gonidienzellen, so behalten sie ihr normales Wachstum bei, da ihnen weder die schon degenerierte Membran Widerstand leistet, noch der Protoplast einen günstigen Nährboden bietet. Ebenso nehmen auch Hyphen, die durch die Membran der Mutterzelle in Gruppen junger Autosporen eindringen, manchmal ganz abnorme Formen an (Abb. 3, g_1).

Physciaceae

Meine Beobachtungen an Physciaceen, bei denen bisher nur mit negativem Erfolg nach Haustorien gesucht wurde (MAMELI, WALLERT), erstrecken sich auf die vier Arten *Physcia pulverulenta* (SCHREB.) SANDST., *Ph. obscura* var. *virella* ACH., FR. [= *Ph. orbicularis* (NECK.) DU RIETZ], *Ph. stellaris* (L.) NYL., *Ph. aipolia* (EHRH.) HAMPE*. Sie wurden an Material aus der Umgebung Wiens vom Januar bis Juni 1940 durchgeführt. Die letzten Stadien der Ausbildung der intramembranösen Haustorien, die auch hier vorhanden sind, wurden nicht bei allen Arten im einzelnen verfolgt, da man aus der sonstigen Übereinstimmung auf analoges Verhalten schließen kann.

Einzelne Hyphenzellen, die von anderen abweichend gebaut sind, gibt es in der Gonidienzone der Physciaceen nicht. Die Hyphen bilden hier kurze, abgerundete Zellen, umschlingen die Gonidien regellos und legen sich an mehreren Stellen mehr oder weniger dicht an sie an (Abb. 5, *a*). Im Winter findet man in der Algenmembran kleine und auch verhältnismäßig große Anschwellungen (Abb. 5, *f*, *h*, *i*, *j*); je Zelle kommen gewöhnlich ein bis drei, manchmal auch mehrere (bis fünf) vor (Abb. 5, *f*, *h*). Die Zahl der Gonidienzellen mit Membranverdickungen schwankt von Art zu Art und auch innerhalb einer Art. Bei *Physcia obscura* liegt sie meist niedrig, was mit der Beobachtung übereinstimmt, daß die Gonidien dieser Art sich schon bei halbwegs günstigen Witterungsverhältnissen als erste zu teilen beginnen, wobei die Membranen mit Verdickungen abgestoßen werden. Bei *Physcia stellaris*, *Ph. aipolia* und *Ph. pulverulenta* ist sie höher. Mehrere große, in Chlorzinkjod sehr

* *Physcia aipolia* und *Physcia stellaris* konnten in manchen Fällen nicht mit Sicherheit unterschieden werden, was aber für den Zweck dieser Arbeit nicht von Bedeutung ist.

dunkel gefärbte Anschwellungen zeigten die Algenzellen verschiedener Thalli von *Physcia stellaris* und *Physcia aipolia* (Abb. 5, *i*). In der Aufsicht kann man helle Aussparungen in der Mitte dieser Verdickungen erkennen, die Kanäle anzeigen; im Profil treten die Kanäle meist nur undeutlich hervor.

Daß nicht nur eine osmotische Stoffaufnahme, sondern Anbohren durch den Pilz für die Absonderung von Membransubstanz von seiten der Alge Voraussetzung ist, kann man u. a. daraus entnehmen, daß die Verdickungen nur über einzelnen von mehreren dicht anliegenden Pilzzellen entstehen (Abb. 5, *i*).

In tote Gonidien dringen die Hyphen meist von der Stelle aus ein, wo sich ein Kanal oder eine Verdickung befand. Die Anfangsstadien sehen dabei Haustorien sehr ähnlich (Abb. 5, *k*, *l*). Diese Hyphen lösen offenbar die Plasmareste im Inneren der Algen auf und resorbieren sie allmählich; man ersieht dies daraus, daß der Chloroplast nicht einfach schrumpft, sondern in kleine, oft noch rein grüne Stücke zerfällt (Abb. 5, *m*).

Auch bei den Physciaceen kommt es manchmal zu einem Eindringen von Hyphen, während die Gonidie noch lebt, was man an der Ablagerung von Algenmembransubstanz rund um diese Pilzzellen erkennt (Abb. 5, *q*, *r*); nur von ihrer Eigenmembran umgebene Hyphen findet man in lebenden Gonidien nicht. In einem Fall war eine Pilzzelle im Inneren einer lebenden Gonidie bis zur Spitze von Membransubstanz umgeben, dort jedoch scheinbar vollständig unbehäutet (Abb. 5, *d*); sie konnte daher nur wie ein intramembranöses Haustorium wirken.

Zarte Verdickungen, feine durchgehende Kanäle und Einbuchtung der meist sehr dünnen Membran konnten Mitte Juni bei allen Arten an der Großzahl der Gonidien festgestellt werden (Abb. 5, *g*, *j*, *o*, *p*). Die intramembranösen Haustorien selbst wurden nur in geringer Zahl bei *Physcia aipolia* und *Physcia pulverulenta* beobachtet (Abb. 5, *b*, *e*). Es dürfte übrigens bei den Physciaceen nicht ein so strenger zeitlicher Rhythmus in der Ausbildung der Haustorien wie bei den Parmeliaceen herrschen. Die intramembranösen Haustorien bleiben auch fadenartig und meist sehr fein, birnförmige Anschwellung trat bis Mitte Juni nicht ein.

Die Beobachtungsbedingungen sind bei den untersuchten Physciaceen überhaupt ungünstiger als bei Parmeliaceen, da die Wand der Gonidien gewöhnlich dünner ist. Deshalb können stärkere Verdickungen nicht im Laufe der allseitigen Absonderung von Membransubstanz gebildet werden; sie entstehen gesondert, sind gegen die eigentliche Membran häufig deutlich abgegrenzt und färben sich in Chlorzinkjod dunkelblau.

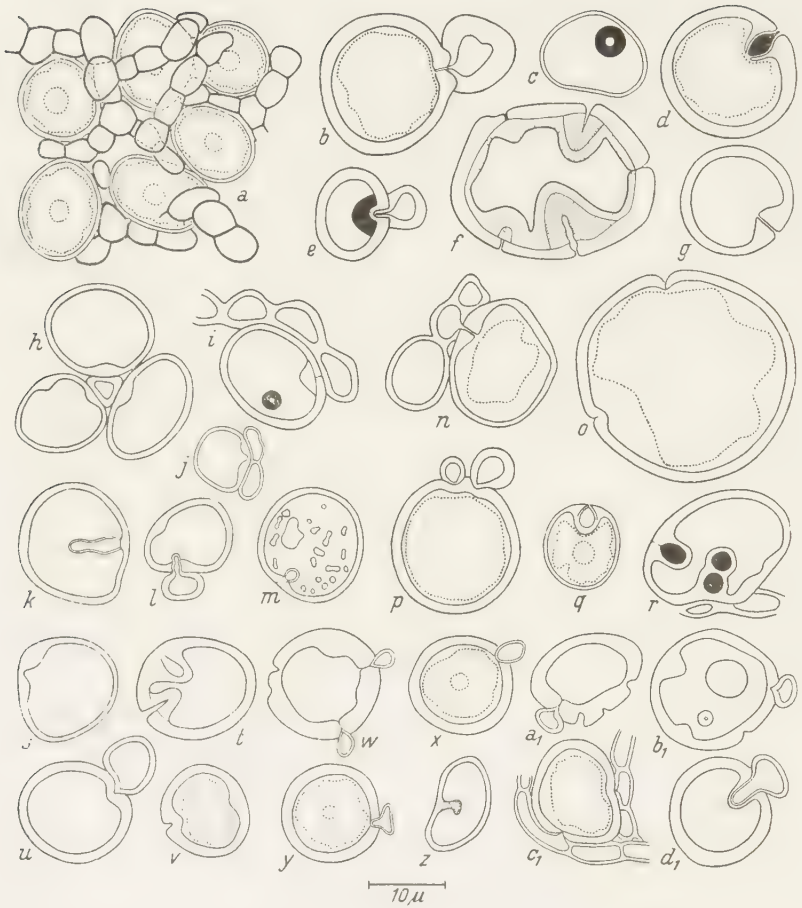


Abb. 5. Flechten mit intramembranösen Haustorien

a Physcia obscura, Aufbau der Gonidienzone (Thallus quer); *b—g* Gonidienzellen von *Physcia pulverulenta*, *b* wirksames intramembranöses Haustorium, *c* dunkel gefärbte Membranverdickung in der Aufsicht, *d* eingedrungene Hyphe bis zur Spitze von Algenmembransubstanz umgeben (Pilzprotoplast schwarz wiedergegeben), *e* intramembranöses Haustorium von dunkel gefärbter Membranverdickung umgeben, *f* alte Gonidienzelle mit Membranverdickungen, *g* deutlicher Kanal in einer Membranverdickung; *h—m Physcia stellaris*, *h—j* Gonidienzellen mit Membranverdickungen, *k—m* nach dem Absterben der Gonidienzellen eingedrungene haustorienähnliche Hyphen, *m* Chromatophor in zahlreiche Teile zerfallen; *n—r* Gonidienzellen von *Physcia aipolia*, *n* verhältnismäßig breiter Kanal in großer Verdickung, *o* schmale Kanäle in schwachen Anschwellungen der Gonidienmembran, *p* Vordringen intramembranöser Haustorien in die Gonidienmembran, *q* lebende Gonidienzelle mit vorzeitig eingedrungener, von Algenmembransubstanz umgebener Pilzhyphe, *r* besonders weit vorgedrungene, von Algenmembransubstanz umhüllte Pilzzellen (Pilzprotoplast schwarz wiedergegeben);

Eine Thelostichacee

Bei der Thelostichacee *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. (aus der Umgebung Wiens, untersucht von Herbst 1939 bis Juni 1940) liegen die Dinge ganz ähnlich wie bei den Physciaceen. Da die Membran auch bei alten Gonidienzellen sehr dünn bleibt, kann man die intramembranösen Haustorien schlecht sehen. Doch wurden verschiedenartige, meist kleine Verdickungen und mit einer Zuspitzung in die Algenmembran eingesenkte Pilzzellen beobachtet (Abb. 5, *s—u*). Das Stadium der größten Aktivität des Pilzes, d. h. der Haustorienbildung, dürfte Ende Juni noch nicht erreicht worden sein. Ausgesprochene „Appressorien" gibt es nicht, doch fallen im Herbst besonders flach an die Gonidien angepreßte Pilzzellen auf, die Öl enthalten.

Mamelis Angabe über das Auftreten von kleinen, kaum die Membran der Gonidien durchdringenden Haustorien kann somit bestätigt werden.

Lecideaceae

Aus der Gattung *Lecidea* sind bisher mehrere Arten mit charakteristischen intrazellulären Haustorien bekannt (vgl. Abschnitt I). In dieser Gattung und auch bei anderen Lecideaceen kommen aber auch intramembranöse Haustorien vor. So konnte ich an den Gonidien von *Lecidea atrofusca* Mudd., die in der Nähe der Biologischen Station Lunz über Moosen wächst, Mitte Mai Membranverdickungen mit Kanälen deutlich erkennen (Abb. 5, *v*). Die Gonidienalge unterscheidet sich äußerlich nicht von der anderer *Lecidea*-Arten. Dagegen weicht das Aussehen der Gonidien und der intramembranösen Haustorien zweier *Toninia*-Arten von dem der bisher beschriebenen Gattungen etwas ab.

Die beiden Arten sind *Toninia coeruleo-nigricans* Th. Fr., die auf Moosen und Humus über Kalk bei Wien-Mödling vorkommt und Mitte Juni untersucht wurde, und *Toninia candida* Th. Fr. auf Kalk des gleichen Standortes und am Fuß des Maiszinkens bei Lunz, die Mitte Juni und Mitte Juli untersucht wurde.

Der aus blasigen Schuppen bestehende Thallus dieser Flechten ist nicht wie der der Parmeliaceen und Physiaceen unterseits berindet,

s—u Gonidienzellen von *Xanthoria parietina*, *t* besonders große Membranverdickungen, *u* Membranverdickung über der Tragzelle eines intramembranösen Haustoriums; *v Lecidea atrofusca*, Gonidienzelle mit Membranverdickungen; *w—z Toninia candida*, *w—y* intramembranöse Haustorien an verhältnismäßig dickwandigen Gonidienzellen, *z* von Algenmembransubstanz umgebene Hyphe in einer jungen, dünnwandigen Gonidienzelle; a_1—d_1 *Toninia coeruleonigricans*, a_1—c_1 Gonidienzellen mit intramembranösen Haustorien und Membranverdickungen, d_1 besonders weit vorgedrungene Hyphe von Algenmembransubstanz umgeben. — (*a*, *m* und *q* in Wasser, die übrigen Figuren nach Behandlung mit Chlorzinkjod, Inhalt zum Teil ausgedrückt)

sondern reicht mit den Hyphen einer breiten Markschicht in das Substrat. Die Gonidien werden von kurzzelligen, unregelmäßigen Hyphen stellenweise ziemlich dicht umsponnen.

Die Zellwand der Gonidienalge ist im Verhältnis zu der anderer *Cystococcus*-Gonidien sehr dick, selbst dicker als bei der Gonidie von *Parmelia furfuracea*. Es dürfte sich hierbei um ein erbliches Art- oder Rassenmerkmal und nicht nur um eine zeitweilige Veränderung infolge des Pilzbefalles handeln. Die Membranbeschaffenheit weicht von der normalen etwas ab, da die Färbung in Chlorzinkjod nicht so intensiv ist, wie man nach der Dicke erwarten würde. Dem Eindringen der intramembranösen Haustorien wird offenbar kein sehr großer Widerstand entgegengesetzt. Diese bilden zwar in den ersten Stadien des Befalles, wie allgemein üblich, nur einen ganz feinen Kanal, der meist bloß als dunkle Linie und an einer Einbuchtung der Innenseite der Algenmembran zu erkennen ist (Abb. 5, w, a_1). Später wächst aber ein großer, zuerst spitz zulaufender, dann abgerundeter Abschnitt der anliegenden Pilzzelle in die Membran der Gonidie ein und dringt schließlich bis zu deren Protoplasten vor (Abb. 5, x, y). Im Unterschied zu Parmeliaceen und Usneaceen kann man zumindest in fortgeschrittenen Befallsstadien die Wand des Pilzes innerhalb der Gonidienmembran erkennen (Abb. 5, x, y): sie ist dort nicht dünner als an der frei herausragenden Seite der Pilzzelle. Der Pilz dringt in tote und mitunter auch in lebende Algenzellen weiter als eben durch die Membran, wie Abb. 5, d_1, zeigt.

Im Laufe ihrer Entwicklung werden sicher alle Gonidienzellen von intramembranösen Haustorien befallen. Eine Algenzelle wird häufig von mehr als einer Pilzzelle angebohrt (Abb. 5, w, a_1, b_1, c_1). Es wurden an einzelnen Gonidien in einer Ebene bis vier durch die Membran durchgehende Kanäle beobachtet, daneben kommen aber häufig noch Anfangsstadien des Befalles und Verdickungen vor. In letzteren findet man mitunter auch stark färbbare, linsenförmige Einschlüsse, welche Zeichen der erfolgten Ausschaltung der Haustorien sind. Der Höhepunkt des Befalles dürfte im Hochsommer eintreten, da im Juni häufig feine Kanäle aber nur selten dem Algenprotoplasten breit anliegende Fortsätze der Pilzzellen auftraten, während letztere Mitte Juli öfter beobachtet wurden und zum Teil von Membranverdickungen umgeben war.

Einzelne kleinere Membrananschwellungen stören die Lebenstätigkeit der Alge nicht. Besonders große und zahlreiche führen offenbar zum Absterben der Gonidien, da man sie hauptsächlich an toten Algen sieht. Eine mäßige Zahl solcher toter Algen, die aber doch höher als bei Parmeliaceen liegt, findet man in der Gonidienzone. Zahlreiche verknitterte und zusammengepreßte Zellulosemembranen, die von nach außen beförderten, abgestorbenen Zellen herrühren, enthält die Rindenschicht (vgl. weiter unten).

Stärkekörnchen waren zur Zeit der Untersuchung in den lebenden Gonidienzellen nicht, dagegen in abgestorbenen, deren übriger Inhalt schon farblos geworden war, in großer Zahl vorhanden. Der intensive Pilzbefall bedingt hier offenbar ein Aufhören der Stärkebildung im Hochsommer.

Caloplacaceae

Caloplaca citrina Th. Fr. und *Caloplaca murorum* Th. Fr. kommen im Stadtgebiet von Wien, *Caloplaca variabilis* Müll.-Arg. und *Blastenia rupestris* Zahlbr. (= *Protoblastenia rupestris* Stnr.) in der Umgebung von Wien und Lunz vor. Sie wurden im Februar, bzw. März und Juni 1940 untersucht.

Die Gonidien werden auch bei diesen Arten von unregelmäßigen, rundlichen Pilzzellen mehr oder weniger dicht umgeben. Ihr Aussehen weicht von dem der Gonidien der *Lecanoraceae*, *Lecideaceae* usw. nicht auffallend ab. Ihre Membran bliebt meist dünn, so daß es nur schwer und selten gelingt, intramembranöse Haustorien tatsächlich zu beobachten. Aus lokalen Membranverdickungen und den anderen typischen Merkmalen kann man jedoch auf ihre Ausbildung zu gewissen Zeiten schließen (Abb. 6, *a*—*k*). Daraus, daß auch an ganz jungen, dünnwandigen Zellen Verdickungen auftreten, kann man entnehmen, daß der Befall sehr bald nach der Teilung erfolgt (Abb. 6, *i*, *j*).

Auch bei Caloplacaceen wachsen die Pilzzellen manchmal in noch lebende Gonidien und werden von Membransubstanz umgeben. In abgestorbene Algen eingedrungene Hyphenzweige könnten bei oberflächlicher Betrachtung als intrazelluläre Haustorien gedeutet werden (Abb. 6, *c*). Sie resorbieren offenbar die Plasmareste. Doch findet man bei *Caloplaca citrina* mit homöomer gebautem Thallus unter der Schicht lebender Gonidien eine Schicht toter Gonidien mit bräunlich verfärbtem, geschrumpftem Inhalt, wo auch der Pilz offenbar zugrunde gegangen ist. Bei *Caloplaca murorum*, deren Thallus geschichtet und mit der Markschicht auf der Unterlage befestigt ist, gelangen die Membranen toter Algenzellen in die äußere Rindenschicht und werden mit ihr abgestoßen, während der Pilz am Leben bleibt.

Im Winter zeigen nur wenige Gonidien, im Sommer die Mehrzahl Anzeichen des Befalles. Der Befall ist nicht so intensiv wie bei *Toninia*; die Ausbildung von vier Verdickungen an einer Gonidienzelle ist schon eine Ausnahme (Abb. 6, *f*).

Der Stärkehaushalt zeigt nichts auffallendes; Stärkekörnchen konnten in größerem und kleinerem Maße im März in allen vier Arten, im Sommer nur bei *Caloplaca citrina* nachgewiesen werden.

Andere Flechten mit ähnlichem Verhalten

Bei der Lecanoracee *Ochrolechia tartarea* Mass., bei *Pertusaria globulifera* Mass. und einem leprösen Anflug, der im Wienerwald stellen-

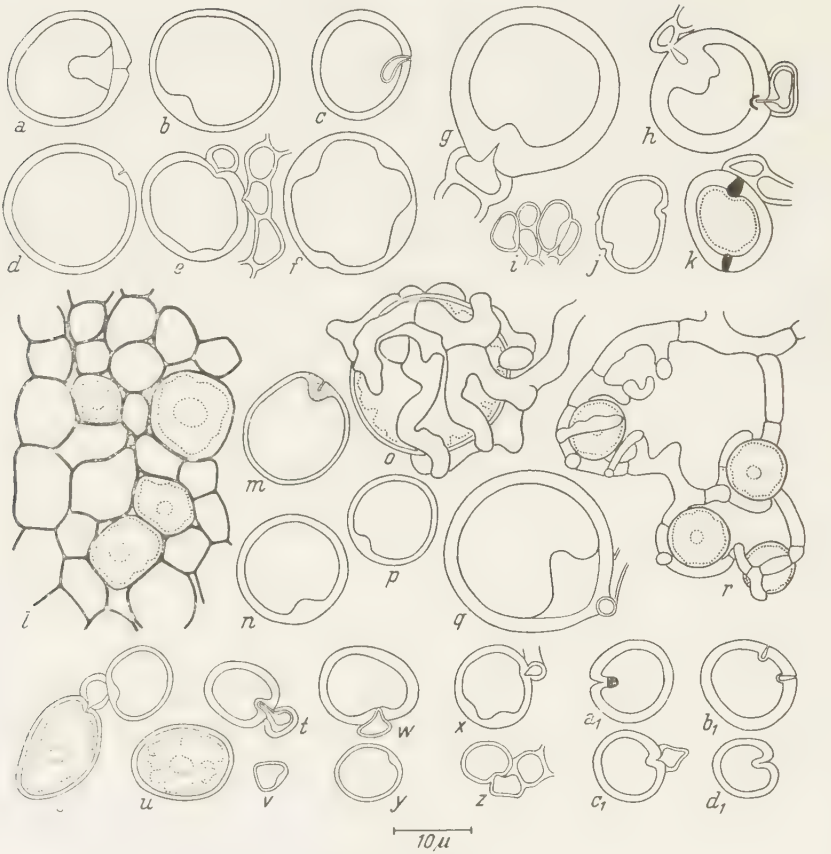


Abb. 6. Flechten mit intramembranösen Haustorien

a—c Caloplaca citrina, *a*, *b* Gonidienzellen mit Membranverdickungen, *c* nach dem Absterben der Gonidienzelle eingedrungene, haustorienähnliche Hyphe; *d—f* Gonidienzellen von *Caloplaca murorum*, Stadien der Ausbildung und Abwehr intramembranöser Haustorien; *g Caloplaca variabilis*, alte Gonidienzelle, intramembranöses Haustorium von Membranverdickung umgeben; *h—k* Gonidienzellen von *Blastenia rupestris*, *h* verschiedenartige Ausschaltung zweier intramembranöser Haustorien, *i* Membranverdickungen an ganz jungen, dünnwandigen Gonidienzellen, *k* Ausfüllung der durch die intramembranösen Haustorien gebildeten Kanäle in der Gonidienmembran durch dunkel gefärbte Membransubstanz; *l*, *m Ochrolechia tartarea*, *l* dichter Aufbau der Gonidienzone (Thallus quer), *m* Gonidienzelle mit dunkel gefärbter Membranverdickung; *n Pertusaria globulifera*, Gonidienzelle mit Membranverdickung; *o—r* lepröser Anflug, *o* alte Gonidienzelle von reich verzweigter Pilzhyphe umschlungen, *p*, *q* Gonidienzellen mit Membranverdickungen, *r* Verzweigung und lebhaftes Wachstum der Hyphen in der Nähe junger Gonidienzellen; *s—v* Gonidienzellen von *Cladonia pyxidata*, *s*, *t* wirksame und ausgeschaltete, intramembranöse Haustorien, *u* lebende Gonidienzelle, *v* junge Gonidienzelle mit Membranverdickung; *w—z Cladonia*

weise sehr üppig wächst, liegen die Verhältnisse bezüglich der intramembranösen Haustorien ganz ähnlich wie bei den Caloplacaceen und den anderen in diesem Abschnitt behandelten Flechten.

Bei *Ochrolechia tartarea* könnte man auf Grund des beinahe pseudoparenchymatischen Aufbaues annehmen, daß besondere Organe zur Stoffaufnahme nicht nötig wären, doch findet man an den Gonidien dieser Art bis vier Verdickungen an einer Zelle (Abb. 6, *l*, *m*).

Auch bei dem bekannten graugrünen, besonders im Frühjahr und Herbst gut gedeihenden leprösen Anflug *(Lepraria)* herrscht bezüglich des gemeinsamen Wachstums von Pilz und Alge ein strenger Rhythmus und bezüglich der Anzeichen für feine intramembranöse Haustorien Übereinstimmung mit den anderen Arten (Abb. 6, *o*—*r*). Es erscheint mir daher nicht berechtigt, alle leprösen Formen, nur weil sie steril bleiben, als abnorme Flechtenlager aufzufassen, wie dies in der Bearbeitung der Flechten in Engler und Prantl geschieht. Viele als typische Flechten anerkannte Arten fruchten schließlich nur ausnahmsweise und an wenigen Standorten (z. B. manche Parmeliaceen, Pyrenopsidaceen und Collemataceen)!

Cladoniaceae

Die Gonidien der Gattung *Cladonia* werden von Warén als Untergattung von *Cystococcus* unter dem Namen *Eleutherococcus* zusammengefaßt; sie unterscheiden sich deutlich von den bei Parmeliaceen, Physciaceen u. a. vorkommenden Formen der zweiten Untergattung namens *Eucystococcus*. Diese Aufteilung wurde hauptsächlich auf Grund von Merkmalen vorgenommen, die sich bei Reinkultur ergeben. Man kann jedoch auch im Flechtenthallus Unterschiede zwischen diesen Gruppen von *Cystococcus*-Formen feststellen. Da mit Ausnahme von *Toninia* die *Cystococcus*-Gonidien aller übrigen in diesem Hauptabschnitt behandelten Flechten denen der Parmeliaceen und Physciaceen näher stehen dürften, werden die Cladoniaceen, zumal sie auch noch in anderer Hinsicht auffallend sind, an den Schluß gestellt.

Die behandelten Arten *Cladonia pyxidata* (L.) Fr., *Cl. macilenta* (Hoffm.) Nyl., *Cl. sylvatica* L., *Cl. squamosa* (Scop.) Hoffm. und *Cl. digitata* Schaer., von Standorten bei Lunz wurden nur einmal, und zwar im Juli, bzw. September untersucht.

Die Ansicht, daß es bei den Cladonien ebenso wie bei den meisten

macilenta, Gonidienzellen mit intramembranösen Haustorien und Membranverdickungen; a_1—d_1 Gonidienzellen von *Cladonia sylvatica*, Haustorien durch Algenmembransubstanz ausgeschaltet, a_1 Anlagerung von dunkel gefärbter Algenmembransubstanz an der Spitze des Haustoriums. — (*l*, *o*, *r* und *u* in Wasser, die übrigen Figuren nach Behandlung mit Chlorzinkjod, der Inhalt zum Teil ausgedrückt)

anderen *Cystococcus*-Flechten bei einer bloßen Umschlingung der Gonidien durch besondere kurzgliedrige Hyphenzweige bleibe, geht noch auf die grundlegende Darstellung Bornets zurück. Seither suchte nur Mameli bei zwei *Cladonia*-Arten vergeblich nach Haustorien. Da dies wahrscheinlich zu ungünstigen Zeitpunkten geschah, sind die manchmal auffallenden intramembranösen Haustorien bisher übersehen worden.

Der am meisten hervorstechende Unterschied zwischen den Gonidien von *Cladonia* und *Parmelia* ist die große Zahl von Autosporen — meist über 32 — bei den Cladonien, während man bei Parmelien häufig Teilungsstadien mit zwei oder vier, höchstens 16 Tochterzellen findet. Meine Beobachtungen stimmen diesbezüglich mit denen Waréns, aber nicht mit den gegenteiligen Jaags (1929) überein. Auch bezüglich der abgerundeten Form der Autosporen bei Cladonien und ihrer Abplattung bei Parmelien muß ich Warén recht geben. Gegen mechanische Einflüsse sind die Gonidienalgen von *Cladonia* viel empfindlicher als die der Parmeliaceen. Besonders der Chromatophor wird leicht faltig und schrumpft leicht. Seine Beschaffenheit ist zarter, die Lappen sind meist tiefer eingeschnitten und unregelmäßiger als bei Parmeliaceen-Gonidien (Abb. 6, *u*). Im Durchschnitt dürften die Gonidien der *Cladonia*-Arten kleiner bleiben als die der Parmeliaceen; doch kann dies auf besondere, im Thallus herrschende Bedingungen zurückzuführen sein, die eine Steigerung der Teilungsfrequenz bedingen.

Im Juli enthielten Thalli von *Cladonia pyxidata* und *Cladonia macilenta* zahlreiche Teilungsstadien der Gonidien. Gleichzeitig war in der Mehrzahl der Gonidien reichlichst Stärke vorhanden und der Befall durch intramembranöse Haustorien sehr intensiv. Man sieht also, daß sich diese Umstände nicht immer gegenseitig ausschließen. Es fanden sich alle schon geschilderten Stadien des Befalles und der Abwehr intramembranöser Haustorien an jungen und alten Zellen (Abb. 6, *s*—*z*).

Neben intramembranösen Haustorien, typischen Membranverdickungen und Kanälen konnten Anfang September an *Cladonia sylvatica*, *Cladonia digitata* und *Cladonia squamosa* auch Gebilde beobachtet werden, die kleinen intrazellulären Haustorien von Lecanoraceen, z. B. von *Lecanora Hageni* sehr ähnlich sahen (vgl. Abb. 1, *i* und Abb. 6, a_1—d_1). Zellulosereaktion ergab, daß alle diese Haustorien schon von einer dünnen Zellulosemembran umgeben waren. Ihre Wirkung dürfte also nur auf kurze Zeit beschränkt geblieben sein. Immerhin ist ihre Gestalt auffallend; sie legt die Vermutung nahe, daß es sich um Übergangsformen zu intrazellulären Haustorien handelt und daß intrazelluläre und intramembranöse Haustorien Extreme gleichartiger Gebilde sind, deren Entstehung von der Alge geregelt wird.

Eine unmittelbare Schädigung der Gonidien ließ sich zu den Zeitpunkten der Untersuchung nicht feststellen, wenn auch während der anscheinend günstigen Wachstumsbedingungen abgestorbene und leere Gonidienzellen vorkamen.

2. *Pleurococcus*-Flechten

Verschiedene Arten und Rassen von *Pleurococcus* auct. sind nach *Cystococcus* die am weitesten verbreiteten Gonidienalgen. Da die Abgrenzung dieser Gattung und die Unterscheidung der Arten noch nicht genügend geklärt ist, anderseits die teilweise durchgeführte Aufteilung in physiologische Rassen für die Zwecke dieser Arbeit nicht anwendbar ist, wird auf eine systematische Bezeichnung der einzelnen Formen verzichtet.

Von vornherein muß bemerkt werden, daß tatsächlich bis zum Algenprotoplasten reichende intramembranöse Haustorien als solche bei *Pleurococcus*-Flechten nicht beobachtet wurden; die Anzeichen, die für ihr Vorhandensein sprechen, sind in den meisten Fällen nur bei sehr genauer Beobachtung zu erkennen.

Dermatocarpaceae

Dermatocarpon miniatum Mann, *Dermatocarpon cinereum* Th. Fr. und *Endocarpon pallidum* Ach. enthalten morphologisch identische Gonidienalgen; alle drei Arten zeigen analoge Erscheinungen, die für ein zeitweiliges Auftreten von intramembranösen Haustorien sprechen.

Dermatocarpon miniatum wurde von vier verschiedenen Standorten bei Wien-Mödling und Lunz wiederholt untersucht; *Dermatocarpon cinereum* vom Scheiblingstein (bei Lunz) und *Endocarpon pallidum* aus der Umgebung von Lunz wurden nur einmal vergleichsweise herangezogen*.

Der Aufbau von *Dermatocarpon miniatum* ist nahezu pseudoparenchymatisch (Abb. 7, *a*; vgl. auch Moreau, 1932). Doch sind die Gonidien nicht, wie es zunächst scheint, wirklich vollständig von dicht anliegenden Pilzzellen umgeben. Bei genauerer Beobachtung bemerkt man, daß jede Algenzelle an einzelnen Stellen an einen Luftraum grenzt. Auch an der Grenze von Algenzone und Mark, wo die Lumina der Pilzzellen verhältnismäßig groß und die Zellen stellenweise tatsächlich pseudoparenchymatisch angeordnet sind, liegen die Algen in Räumen, in denen es noch „Luftlöcher" gibt. Auffallend ist, daß hier rund um die Gonidien dünnwandige kleine Hyphenzellen vorhanden sind (Abb. 7, *b*). Wie bei

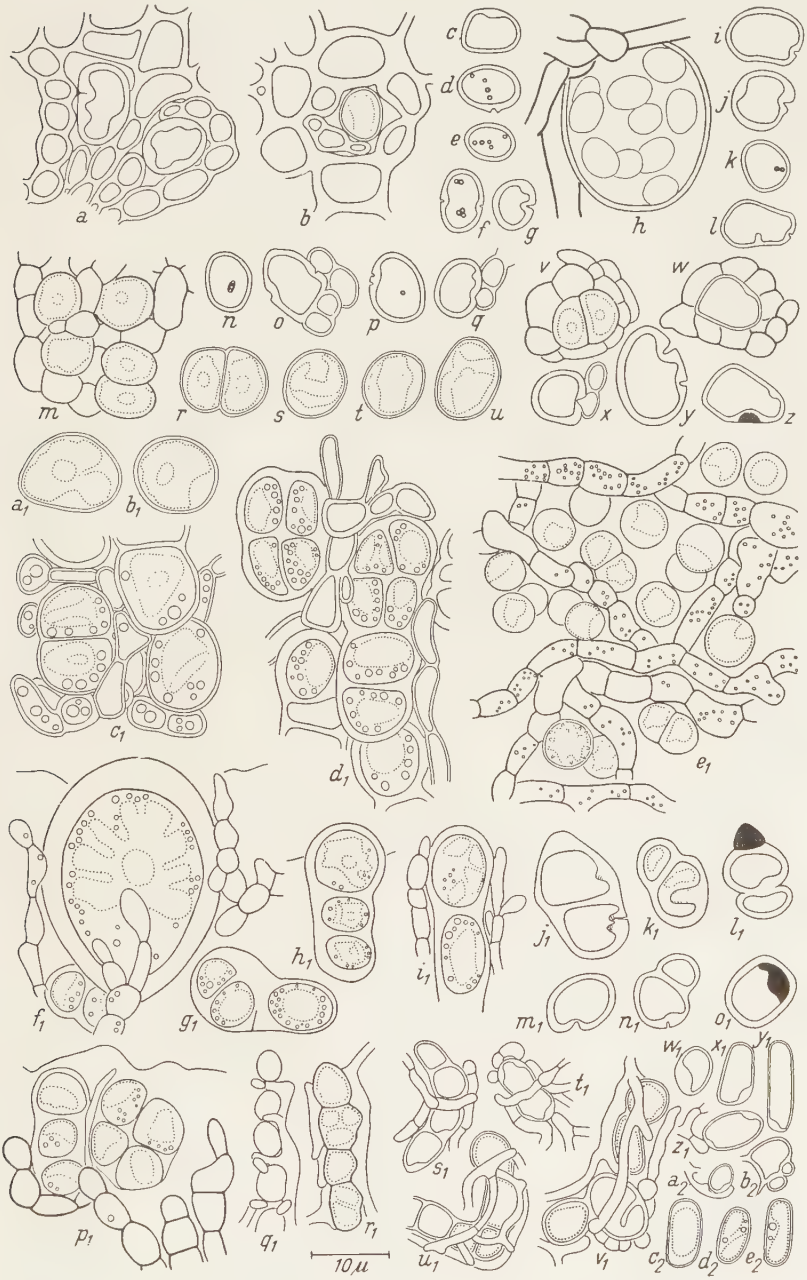
* Ich untersuchte auch von Herrn Professor Geitler zu anderen Zwecken hergestellte Mikrotomschnitte von *Endocarpon pallidum*; doch trat das Wesentliche bei Zerreiben und Ausdrücken von frischem Material und Färbung mit Chlorzinkjod viel besser hervor.

den meisten Flechten erweisen sich anscheinend auch hier kleine Elemente für die Stoffaufnahme als günstig.

Die Gonidienzellen sind kugelförmig, ellipsoidisch oder unregelmäßig gestaltet und erreichen normalerweise einen Durchmesser von 8 μ, höchstens von 11 μ. Sie vermehren sich im Flechtenthallus gewöhnlich durch Zweiteilung. Daß sie jedoch die Fähigkeit zur Autosporenbildung besitzen, erwies die Beobachtung eines Sporangiums (Abb. 7, *h*). Dieses lag etwas unterhalb der Gonidienzone im Mark. Die Zahl der Autosporen konnte nicht genau festgestellt werden, da bei der Herstellung des Schnittes das Sporangium verletzt worden war und nur ein Teil der Tochterzellen darin zurückblieb; wahrscheinlich beträgt sie 16 oder 32. In den unteren Schichten der Gonidienzone befanden sich zum gleichen Zeitpunkt (Ende März) abnormal große Gonidienzellen mit stark gelapptem Chromatophor. Ob dies junge Sporangien waren, konnte trotz Durchsicht zahlreicher Schnitte nicht festgestellt werden.

Abb. 7. Flechten mit intramembranösen Haustorien

a—h Dermatocarpon miniatum, *a* Aufbau der Gonidienzone, die Gonidienzellen zeigen Membranverdickungen, *b* Gonidienzelle an der Grenze von Gonidienzone und Mark (*a*, *b* Thallus quer), *c—g* Gonidienzellen mit Membranverdickungen im Profil und in der Aufsicht, *h* Sporangium zwischen Markhyphen; *i—l Endocarpon pallidum*, Gonidienzellen mit Membranverdickungen; *m—u Verrucaria nigrescens*, *m* Aufbau der Gonidienzone (Thallus quer), *n* Gonidienzelle mit dicht nebeneinanderliegenden Eintrittsstellen intramembranöser Haustorien, *o—q* Gonidienzellen mit Membranverdickungen, *r—u* Gonidienzellen mit verschieden gestalteten Chromatophoren (nach dem Leben); *v—b_1 Thelidium immersum*, *v*, *w* von Pilzzellen dicht umsponnene Gonidienzellen, *x* Gonidienzelle mit eben ausgeschaltetem, intramembranösem Haustorium, *y*, *z* Gonidienzellen mit Membranverdickungen, a_1, b_1 Gonidienzellen nach dem Leben; c_1—p_1 *Polyblastia amota*, c_1 Aufbau der Gonidienzone in der Nähe des Grundgewebes, Pilzzellen reich an Fettröpfchen, d_1 Aufbau der Gonidienzone knapp unterhalb der Thallusoberfläche (c_1, d_1 Thallus quer), e_1 Wachstum der Hyphen zwischen bereits etwas herangewachsenen Autosporen von *Trochiscia granulata* (Thallus Flächenschnitt), f_1 Sporangium von *Trochiscia granulata* von Pilzhyphen umwallt, g_1 Gonidienzellen mit stark verschleimter Membran, h_1, i_1 Autosporenbildung in Gonidienzellen an der Thallusoberfläche, j_1—o_1 Gonidienzellen mit Membranverdickungen, l_1 Verdickung infolge Verschleimens der äußeren Membranschichten der Gonidienzelle außen anhaftend, p_1 noch von Resten der Sporangienwand umgebene Autosporen (rechts) bereits herangewachsen und den alten Gonidienzellen (links) gleichsehend (Thallus quer); q_1—e_2 *Coniocybe furfuracea*, q_1—v_1 Umschlingung der Fäden von *Stichococcus bacillaris* durch Pilzhyphen, bei s_1 und t_1 Membran der Gonidienzellen stellenweise verdickt, bei v_1 haustorienartige Hyphe in einer toten Gonidienzelle (scheinbar der Gonidienmembran innen angewachsen), w_1—b_2 Gonidienzellen mit Membranverdickungen, c_2—e_2 Gonidienzellen nach dem Leben. — (*h*, *m*, *r—v*, a_1—i_1, p_1—r_1, u_1, v_1, c_2—e_2 in Wasser, alle übrigen Figuren nach Behandlung mit Chlorzinkjod, der Inhalt zum Teil ausgedrückt)


a
b
c
d
e
f
g
h
i
j
k
l
m
n
o
p
q
r
s
t
u
v
w
x
y
z
a_1
b_1
c_1
d_1
e_1
f_1
g_1
h_1
i_1
j_1
k_1
l_1
m_1
n_1
o_1
p_1
q_1
r_1
s_1
t_1
u_1
v_1
w_1
x_1
y_1
z_1
a_2
b_2
c_2
d_2
e_2
10 μ

Jedenfalls lagen in der Gonidienzone und der oberen Rinde leere, zusammengedrückte Membranen solcher Zellen, so daß man eher annehmen muß, daß es sich um Zellen handelt, die infolge Teilungshemmung groß werden und schließlich zugrunde gehen; denn Membranen von Autosporangien werden durch die Tochterzellen gesprengt und können nicht im ganzen in die Rinde und nach außen befördert werden. Nachträgliche Wiedererlangung der Teilungsfähigkeit und Autosporenbildung dürfte eine Ausnahme darstellen.

Der Chromatophor ist eine parietale Platte oder meist flach muldenförmig und unregelmäßig gelappt; er bedeckt gewöhnlich nur einen kleinen Teil der Wand. Am Grund der Mulde liegt ein Pyrenoid, das im Leben nicht immer deutlich hervortritt, sich durch Färbung mit Jodjodkalium aber in allen Zellen nachweisen läßt. Stärke war in keiner der drei Arten, die im März, Juni, Juli und September untersucht wurden, vorhanden. Das Fehlen der Stärke verleitete offenbar MOREAU dazu, das Pyrenoid als Kern aufzufassen und dem Beispiel CHODATS folgend die Gonidie zu *Coccobotrys* CHODAT, einer Heterokonte, zu stellen (vgl. weiter unten)*.

Im März konnte an Material von *Dermatocarpon miniatum* an dünnwandigen, jungen Gonidienzellen nichts besonderes bemerkt werden; etwas ältere, dickwandige Zellen wiesen dagegen die von den *Cystococcus*-Flechten her bekannten Membranverdickungen und Kanäle auf (Abb. 7, *a*). Ihre Membranen erschienen bei Färbung mit Chlorzinkjod stellenweise „getüpfelt", da mehrere winzige Perforationsstellen von dunkelblauer Membransubstanz umgeben waren (Abb. 7, *d—f*). Ende Juni zeigten Thalli von Mödling nur ganz schwache Membrananschwellungen und fast nur mehr zu ahnende oder als helle Zone in der Membran sichtbare Kanäle; bei der gleichen Flechte fanden sich in Lunz Mitte Juli schon wieder größere Membranverdickungen.

Bei *Dermatocarpon cinereum* und *Endocarpon pallidum* lagen die Dinge wie bei *Dermatocarpon miniatum* (Abb. 7, *i—l*). Stark vergrößerte Gonidienzellen konnten aber nicht festgestellt werden.

Eine unmittelbare Schädigung der Gonidien ließ sich nicht erkennen. Möglicherweise ist aber die Vergrößerung mancher Zellen bei *Dermatocarpon miniatum* eine mittelbare Folge des Pilzbefalles.

Verrucariaceae

Verrucaria nigrescens PERS. ist auf Kalkstein bei Wien und Lunz sehr verbreitet. Der Thallus scheint auf den ersten Blick lückenlos

* Ebenso hat WARÉN, der die Gonidie von *Dermatocarpon miniatum* kultivierte, das Pyrenoid übersehen. Da in seinen Kolonien keine Sporangien auftraten, stellte er eine mit *Coccobotrys* nahe verwandte neue Gattung namens *Hyalococcus* auf.

pseudoparenchymatisch gebaut zu sein (Abb. 7, *m*). Beim Einlegen frischer Schnitte in Wasser sieht man jedoch, daß zwischen manchen Pilzzellen und an jeder Gonidie ein oder mehrere Luftbläschen hängen. Die Gonidien grenzen also wie bei den Dermatocarpaceen an innere Lufträume.

In morphologischer Hinsicht ist die Gonidie mit der der behandelten Dermatocarpaceen identisch (Abb. 7, *r*—*u*). Sie wurde von Chodat aus *Verrucaria nigrescens* reingezüchtet, als neue Gattung angesehen und unter dem Namen *Coccobotrys* zu den Heterokonten gestellt. Er fand in seinen Kulturen öfter Autosporenbildung, was mit meiner oben mitgeteilten Beobachtung an *Dermatocarpon* übereinstimmt. Das infolge des Fehlens von Stärke nicht immer leicht zu erkennende Pyrenoid hat Chodat offenbar fälschlich als Loch im Chromatophor aufgefaßt. Die bei Anwendung von Chlorzinkjod auftretende Färbung in der Mitte der Zelle deutete er als Reaktion auf Glykogen; höchstwahrscheinlich handelte es sich dabei ebenfalls um das Pyrenoid.

Anzeichen von Haustorienbildung, darunter auch stärkere Membranverdickungen, waren Ende Juni an der Mehrzahl der Zellen zu sehen und genau so ausgebildet wie bei *Dermatocarpon* (Abb. 7, *n*—*q*). Häufig lagen zwei oder mehrere Perforationsstellen so dicht nebeneinander, daß man annehmen muß, daß sie von einer einzigen Tragzelle intramembranöser Haustorien ausgehen (Abb. 7, *n*).

Thelidium immersum Mudd., eine Wasserverrucariacee, kommt auf Kalkstein in Bächen und Quellen bei Lunz häufig vor. Der Aufbau der Gonidienzone ist besonders dicht — wenn auch nicht immer vollständig lückenlos (Abb. 7, *v*, *w*).

Die Gonidienalge ist der von *Verrucaria nigrescens* ähnlich, doch nicht mit ihr identisch; sie wird im Durchschnitt größer (Durchmesser 4,5 bis 12,5 μ) und unterscheidet sich von jener ebenso wie von freilebendem *Pleurococcus vulgaris* durch die etwas blaustichige Farbe ihres Chromatophors. Das Pyrenoid tritt im Leben meist deutlich hervor, obwohl es zur Zeit der Untersuchung (Anfang Juli und September) nicht von Stärke umgeben war (Abb. 7, a_1, b_1). Der Chromatophor ist eine parietale Platte, leicht muldenförmig und besonders in größeren Zellen sehr unregelmäßig gelappt (Abb. 7, b_1). Die Vermehrung erfolgt durch Zweiteilung.

Die Befallserscheinungen stimmen mit denen der übrigen *Pleurococcus*-Flechten und der meisten *Cystococcus*-Flechten mit intramembranösen Haustorien vollständig überein (Abb. 7, *w*—*z*). Sie können an verschiedenen nebeneinander wachsenden Thalli verschieden stark ausgeprägt sein. Im Unterschied zu *Dermatocarpon* und *Verrucaria nigrescens* dringen Hyphenenden in abgestorbene und mitunter auch in lebende Algenzellen ein.

3. Eine Verrucariacee mit *Trochiscia granulata* als Gonidie

Polyblastia amota ARN.* kommt auf Kalksteinen in verschiedenen Quellen in der Nähe des Lunzer Obersees vor. Ihre Gonidienalge ist mit einer freilebenden Alge identifizierbar, die jedoch im Flechtenthallus ganz ungewöhnlich aussieht.

Der Thallus ist unberindet (Abb. 7, c_1, d_1); er besteht aus einer Gonidienzone mit unregelmäßig und nicht sehr dicht wachsenden Pilzhyphen, und darunter einer Schicht von algenfreiem Pilzgeflecht, dessen Zellen reichlich mit Öl gefüllt sind.

Die Gonidien sahen Anfang September ganz einheitlich aus. Ihre Gestalt war abgeplattet-kugelförmig, die Membran glatt, ihr Durchmesser betrug 7,5 bis 11 μ (Abb. 7, c_1, d_1). Die Vermehrung erfolgte durch Zweiteilung in drei Richtungen. Unter Verschleimen der dicken, Pektin enthaltenden Membran entstanden Pakete von zwei, vier oder acht Zellen, häufig auch kurze Fäden, deren Längsachse parallel zum Lichteinfall und senkrecht zur Thallusoberfläche lag (Abb. 7, d_1, g_1). Der Chromatophor hatte die Form einer unregelmäßigen, dicken, mitunter etwas umgebogenen Platte, lag parietal und nahm einen verhältnismäßig kleinen Raum — ungefähr die Hälfte des Zellumens — ein. Rund um ein Pyrenoid lag Stärke, der Zellsaft enthielt zahlreiche Fetttropfen. Die systematische Zugehörigkeit der Alge schien zunächst fraglich.

Auf der Oberfläche dieser Thalli und mitunter etwas von Pilzhyphen umwallt, lagen große Zellen von *Trochiscia granulata* (REINSCH) HANSGIRG mit meist warziger Membran und unregelmäßig sternförmigem Chromatophor, die anscheinend mit der Flechtenalge nichts zu tun hatten (Abb. 7, f_1)**. Anfang Oktober zeigte es sich aber, daß diese Zellen zahlreiche, entsprechend kleine Autosporen bildeten, zwischen welche der Flechtenpilz lebhaft hineinwuchs; diese waren sehr dünnwandig, vermehrten sich zunächst ohne zu wachsen durch Zweiteilung oder wuchsen zu Autosporangien heran (Abb. 7, e_1). Später verloren sie unter der Einwirkung des Pilzes ihre Teilungsfähigkeit, ihr Volumen nahm zu und schließlich glichen sie den typischen Gonidien, die sich durch Zweiteilung vermehren und keine warzige Membran, wie sie für *Trochiscia* bezeichnend

* Form und Größe der Sporen und Gehäuse führen bei der Bestimmung zu *Polyblastia amota*; mit der Diagnose dieser Art stimmt sehr gut überein, daß die Algen bis zur Oberfläche des Lagers reichen. Dagegen war die Farbe meiner Exemplare im Leben und auch nach dem Trocknen grün (statt grau). Doch ist es sehr leicht möglich, daß die Gonidienalge zu anderen Zeiten weniger lebhaft wächst und dann die Thallusfarbe grau ist.

** Auf die Entwicklungsgeschichte und Morphologie von *Trochiscia granulata* und den Formwechsel ihres Chromatophors braucht hier nicht näher eingegangen zu werden, da dies schon an anderer Stelle geschah (TSCHERMAK). — *Trochiscia* war bisher nicht als Flechtengonidie bekannt.

ist, ausbilden (Abb. 7, p_1). Nur ausnahmsweise — vielleicht infolge von Regeneration nach Verletzung — können oberflächlich im Thallus liegende Gonidien zu Sporangien werden; diese bilden jedoch nur wenige Autosporen (Abb. 7, h_1, i_1). Unter der Einwirkung des Pilzes kommt also offenbar eine ganz andere Ausbildung und ein anderer Formwechsel als bei der freien Alge zustande.

Die Einwirkung des Flechtenpilzes erfolgt offensichtlich durch ähnliche intramembranöse Haustorien wie bei anderen Protococcalenflechten, doch waren diese Haustorien Anfang September bereits ausgeschaltet (Abb. 7, j_1—o_1). Zu ihrer Ausschaltung dient meist in Chlorzinkjod dunkelgefärbte Membransubstanz, während die übrige Membran nur schwach blau wird, reich an Pektin ist und leicht verschleimt. Die verhältnismäßig großen Verdickungsstellen können allmählich durch allseitige Absonderung neuer Membransubstanz im Inneren und Verschleimen der äußeren Schichten aus dem Zellumen hinaus befördert werden (Abb. 7, l_1).

Eine unmittelbare Schädigung der Gonidien läßt sich nicht feststellen; doch kann man die Herabsetzung der Teilungsfrequenz und das relative Kleinbleiben des Chromatophors im Flechtenthallus in diesem Sinne auffassen.

4. Eine Caliciacee mit einer Ulotrichalen-Gonidie

Coniocybe furfuracea Ach. findet man bei Lunz auf Humus am Grund von Baumstümpfen. Sie wurde nur einmal, und zwar Anfang September untersucht.

Das homöomer gebaute lockere Lager besteht aus einzelnen Zellen oder kurzen Fäden von *Stichococcus bacillaris* Näg. (sensu stricto) und aus diese umschlingenden, meist dünnen Hyphen (Abb. 7, q_1—v_1). Wahrscheinlich infolge dichterer Umspinnung durch den Pilz bleibt der fädige Zusammenhang der Alge in der Thallusmitte länger als am Thallusrand und in pilzfreien Algenlagern erhalten. Am Rand sind die Algenzellen meist isoliert, lang zylindrisch, mit abgerundeten Enden, die längsten messen $5 \times 23{,}5\ \mu$; in der Lagermitte findet man acht-, mitunter auch mehrzellige Fäden, an die sich die Pilzhyphen eng anschmiegen. Oft macht eine Hyphe alle Krümmungen des Algenfadens mit und bildet in der Vertiefung zwischen zwei Fadenzellen Anastomosen, so daß man mit Recht annehmen kann, daß der stärkere Zusammenhang durch den Pilz bedingt wird (Abb. 7, r_1, s_1). Häufig kann man auch den ursprünglichen Verlauf eines Fadens noch erkennen, zwischen dessen Zellen sich Seitenzweige einer Hyphe gelegt haben (Abb. 7, q_1). Im allgemeinen scheint das Wachstum der Alge in der Thallusmitte etwas verlangsamt zu sein, während sie am Rand dem Pilz kaum merklich vorauseilen dürfte.

Die Gestalt der Algenzellen, die sich leicht aus dem Verband lösen, ist abgerundet-zylindrisch (Abb. 7, x_1, y_1, c_2—e_2). Gonidienzellen, die in festem Verband stehen, sind meist rund und verschiedenartig deformiert (Abb. 7, r_1)*. Ihre Membran ist sehr dünn, gibt jedoch deutliche Zellulosereaktion. Der Chromatophor hat häufig die gleichen Umrisse wie die Zelle, füllt sie jedoch gewöhnlich nicht ganz aus (Abb. 7, r_1, u_1, v_1, c_2, e_2). Er enthält kein Pyrenoid; Stärkespeicherung konnte nicht festgestellt werden, doch fanden sich in vielen Zellen Öltropfen. Die einzelnen Zellen der Pilzhyphen sind langgestreckt und gleichmäßig dick, seltener kurz (Abb. 7, q_1—v_1).

Für das Vorkommen intramembranöser Haustorien sprechen Verdickungen der Algenmembran an Stellen, wo der Pilz besonders eng anliegt (Abb. 7, t_1, z_1—b_2). Die Annahme, daß nur osmotische Stoffaufnahme stattfindet, wäre unwahrscheinlich, da der Pilz der Algenmembran häufig auf längere Strecken anliegt und osmotisch wirksam sein könnte; es wäre nicht einzusehen, warum nur an streng begrenzten Stellen Membransubstanz angelagert wird. Man kann anderseits nicht erwarten, in der äußerst zarten Membran von *Stichococcus bacillaris* intramembranöse Haustorien unmittelbar erkennen zu können. Das einzige, wonach man suchen könnte, wären Kanäle in den Verdickungen; diese können aber äußerst fein sein oder, wie dies auch bei Flechten mit deutlich erkennbaren intramembranösen Haustorien vorkommt, sehr rasch von Membransubstanz ausgefüllt werden. Man kann also mit einer gewissen Berechtigung auch für *Coniocybe furfuracea* den Analogieschluß ziehen, daß zeitweise intramembranöse Haustorien auftreten.

Wie auch sonst wachsen die Hyphen manchmal in tote Zellen ein und nehmen offenbar ihren Inhalt auf (Abb. 7, v_1). Ob ein Zusammenhang zwischen dem Pilzbefall und dem Vorkommen toter Zellen, die in geringer Zahl auftreten, besteht, ließ sich nicht ermitteln.

III. Intrazelluläre und intramembranöse Haustorien in *Trentepohlia*-Gonidien

Seit BORNETS Veröffentlichungen wurde der Zusammenhang von Pilz und Alge bei *Trentepohlia*-Flechten nicht mehr eingehend untersucht. Er und spätere Autoren nahmen an, daß Hyphen und Algen ohne Haustorien miteinander in Berührung stehen. Die Hyphen sollten zwar in der unmittelbaren Nähe der Algen üppig wachsen, häufig Anastomosen und Verzweigungen bilden, jedoch keinerlei sonstige morphologische Differenzierung aufweisen. Auf Grund dieser Ansichten nimmt es nicht wunder, daß Pilze, deren Hyphen zufällig zwischen *Trentepohlia*-Fäden wachsen,

* Bezüglich der Größe und Form der Zellen ist *Stichococcus bacillaris* sehr variabel, wie neuerdings auch Untersuchungen von RATHS ergaben.

als Flechten bezeichnet wurden, wie dies z. B. bei *Leptoraphis epidermidis* Th. Fr. geschah*.

Bei den meisten *Trentepohlia*-Flechten schien auf den ersten Blick tatsächlich nur ein loser Zusammenhang zwischen Hyphen und Algen zu herrschen. Bei genauerer Untersuchung (vor allem ausgedrückter Zellen) zeigte es sich jedoch, daß bei Vertretern der Graphidaceen, Pyrenulaceen, Arthoniaceen und Gyalectaceen Haustorien vorhanden sind oder, wo ihr sicherer Nachweis nicht gelang, sich doch zumindest Anzeichen solcher vorfanden. Es ist sehr wahrscheinlich, daß eine eigens darauf gerichtete Untersuchung Haustorien bei allen *Trentepohlia*-Flechten aufdecken würde und daß damit ein Kriterium: Flechte oder Pilz gewonnen wäre.

Der Thallusbau ist bei allen behandelten Arten sehr primitiv: um kürzere oder längere *Trentepohlia*-Fäden, die auf oder in der Unterlage (Kalkstein oder Rinde) wachsen, schlingen sich unregelmäßig langgestreckte Hyphen, wie dies schon Bornet für verwandte Arten beschrieben und abgebildet hat (nur bei Gyalectaceen kann man nicht lange Hyphen verfolgen; vgl. weiter unten).

Die Artbestimmung der Gonidien läßt sich meist nicht mit Sicherheit durchführen, da im Thallus gewöhnlich die für die Bestimmung nötigen Sporangien nicht gebildet werden. Doch geht schon aus den Unterschieden von Form und Größe der *Trentepohlia*-Zellen hervor, daß mehr als zwei Arten als Gonidien vorkommen.

Da es in der Umgebung von Wien keine *Trentepohlia*-Flechten gibt, wurden nur Lunzer Exemplare untersucht; doch scheinen die anatomischen Verhältnisse in den meisten Fällen so fest geregelt zu sein, daß weder standortliche noch jahreszeitliche Unterschiede zu erwarten sind. Die Untersuchungen wurden im Mai, Juni und Juli durchgeführt und im September überprüft.

1. *Graphidaceae*

Am häufigsten dürfte die Verbindung von Pilz und Alge so beschaffen sein wie bei *Opegrapha Mougeotii* Mass.

Die Gonidien dieser Kalkflechte bestehen aus kugelförmigen, ellipsoidischen oder unregelmäßig angeschwollenen Zellen, von 8 bis 11 μ Breite und 12 bis 20 μ Länge, die am Thallusrand längere, verzweigte Fäden bilden. Zwischen den Zellen sind einseitige Tüpfel, die Membran gibt deutliche und intensive Zellulosereaktion. Die Gonidienalge ist mit

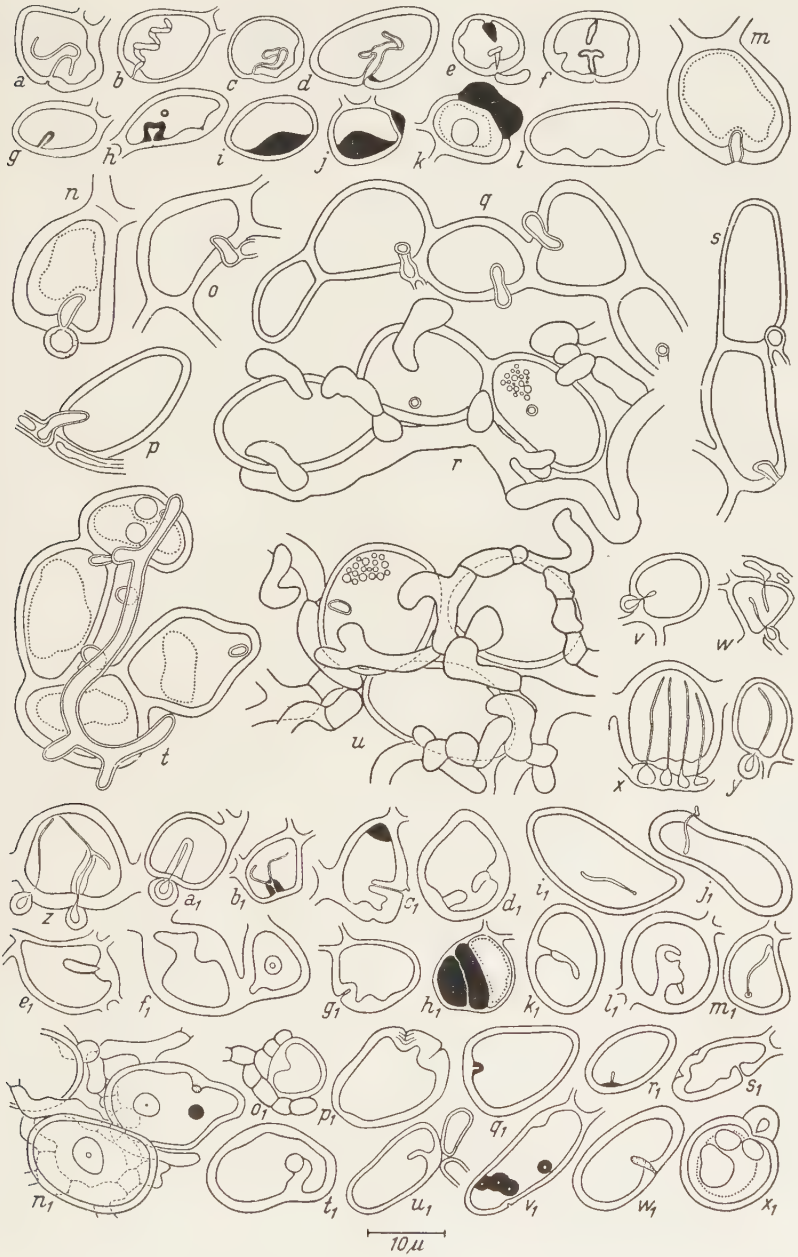
* Daß *Leptoraphis epidermidis* eine Flechte ist, wurde bereits von Vainio angezweifelt. Auch Keissler betrachtet sie als fragliche Flechte. Meine Untersuchungen an frischem und von A. Zahlbruckner gesammeltem Material ergaben eindeutig, daß es sich um einen Pilz handelt. Seine Hyphen wachsen rein zufällig zwischen verschiedenen Algen, darunter *Pleurococcus vulgaris* und auch *Trentepohlia umbrina*, mit der sie jedoch nicht in irgendeinem Zusammenhang stehen.

der in Lunz freilebenden *Trentepohlia umbrina* (KÜTZ.) BORNET nicht identisch. Diese zerfällt viel leichter in Einzelzellen, bildet höchstens nur ganz kurze Fäden und hat regelmäßigere tonnenförmige Zellen. Die Form der Zellen und Fäden der Gonidie gleicht dagegen der Art, die BORNET in *Verrucaria nitida* SCHRAED. und anderen Flechten fand und als *Trentepohlia umbrina* bezeichnet. Ob *Trentepohlia umbrina* wirklich derartig vielgestaltig ist oder ob es sich um besondere Arten oder Rassen handelt, kann ich nicht beurteilen*. Auf jeden Fall bleiben die Fäden der

* Wie schwierig die Identifizierung von *Trentepohlia*-Gonidien mit freilebenden Arten ist, zeigen z. B. die eingehenden Untersuchungen SKUJAS.

Abb. 8. *Trentepohlia*-Flechten

a—l Opegrapha Mougeotii, *a—f* Gonidienzellen mit jungen, scheinbar unbehäuteten und älteren Haustorien mit doppelt begrenzter Wand, bei *d* an der Basis des Haustoriums dunkel gefärbte Algenmembransubstanz angelagert, bei *e* ein Haustorium von einer Kappe aus Algenmembransubstanz umgeben, *g*, *h* Haustorien vollständig von Algenmembransubstanz eingeschlossen, *i—k* Gonidienzellen mit dunkel gefärbten Membranverdickungen, diese bei *j* und *k* durch Anlagerung neuer Membransubstanz im Inneren und Verschleimen der äußeren Schichten den Gonidienzellen außen anhaftend, *l* Gonidienzelle mit normal gefärbten Membranverdickungen; *m—u Opegrapha herpetica*, *m—p* einzelne Gonidienzellen mit Haustorien, bei *n* Membran der Tragzelle des Haustoriums braun, Membran des Haustoriums jedoch farblos, *q* Algenfaden, dessen Zellen mit Ausnahme der jungen Spitzenzelle von Haustorien befallen sind, *r* Algenfaden vom Thallusrand von den Seitenzweigen einer einzigen Hyphe umschlungen, Haustorien nur in zwei Zellen im Schnitt zu sehen (nach dem Leben, Hämatochromtröpfchen nur angedeutet), *s* Eindringen eines Haustoriums in die Endzelle eines Fadens; *t* Verlauf einer Hyphe entlang eines Algenfadens vom Thallusrand, Haustorien teilweise im Schnitt und verdeckt, *u* abgerundete Gonidienzellen aus der Thallusmitte von vielfach verschlungenen Hyphen umgeben, nur ein Haustorium im optischen Schnitt zu sehen (nach dem Leben, Hämatochrom nur angedeutet); *v—h_1 Arthopyrenia gemmata*, *v—b_1* Gonidienzellen mit dünnen, fadenförmigen, scheinbar unbehäuteten Haustorien, diese bei *z* und *a_1* teilweise oder ganz von einem farblosen Hof umgeben, bei *b_1* Sockel aus Algenmembransubstanz an der Basis des Haustoriums, *c_1* Gonidienzelle mit Membranverdickungen und einem Sockel, Haustorium offenbar abgerissen, *d_1*, *e_1* Haustorien von Algenmembransubstanz umgeben, *f_1—h_1* Gonidienzellen mit Membranverdickungen, diese bei *h_1* besonders groß und dunkel gefärbt; *i_1—m_1* Gonidienzellen von *Arthonia radiata*, bei *i_1*, *j_1*, *m_1* mit wirksamen, fadenförmigen Haustorien, *k_1*, *l_1* Haustorien abgestorben und von Algenmembransubstanz umgeben; *n_1—x_1 Graphis scripta*, *n_1* von Hyphen umschlungene Gonidienzellen mit Tüpfeln und dunkel gefärbten Membranverdickungen (Thallus quer), *o_1—q_1*, *s_1*, *v_1* Gonidienzellen mit verschiedenartigen Membranverdickungen, *r_1* Gonidienzelle mit farblosem, haustorienartigem Gebilde, *t_1*, *u_1*, *w_1* von Algenmembransubstanz umgebene, haustorienartige Gebilde, *x_1* Gonidienzelle mit Tragzelle eines Haustoriums. — (*m—o*, *q—s*, *u* in Wasser, die übrigen Figuren nach Behandlung mit Chlorzinkjod, der Inhalt zum Teil ausgedrückt)


a
b
c
d
e
f
m
g
h
i
j
k
l
n
o
q
s
p
r
t
u
v
w
x
y
z
a_1
b_1
c_1
d_1
i_1
j_1
e_1
f_1
g_1
h_1
k_1
l_1
m_1
n_1
o_1
p_1
q_1
r_1
s_1
t_1
u_1
v_1
w_1
x_1
10 μ

Flechtengonidie sehr lange erhalten; ihre Zellen weichen nur dort voneinander, wo sie vom Pilz sehr dicht umschlungen und schließlich auseinandergedrängt werden. Dies geschieht in der Thallusmitte, doch kann man auch dort noch sechs- und mehrzellige Fäden finden.

Die Hyphen sind gleichmäßig 1,4 bis 2,8 μ dick und langzellig, in der Nähe der Gonidien auch ab und zu kurzzellig. Runde Ölzellen erreichen einen Durchmesser von höchstens 6 μ.

Die Großzahl der Gonidien wird von intrazellulären Haustorien befallen, so daß man mit Recht den Ausdruck obligate, permanente Haustorien anwenden kann. Die Zahl der Haustorien übersteigt gewöhnlich nicht zwei in einer Zelle (Abb. 8, *f*). Sie sind, ähnlich wie die von *Lecanora crenulata*, gewunden oder verzweigt (Abb. 8, *a—f*). Zu einer so reichlichen Verzweigung wie in alten Zellen von *Lecanora crenulata* kommt es jedoch nicht; dagegen entstehen sehr oft T-förmige Verzweigungen und mitunter korkzieherartige Gebilde (Abb. 8, *b*, *d*, *f*). Die Eintrittsstelle in die Gonidienmembran ist häufig eingebuchtet und verdickt (Abb. 8, *a*, *b*, *d*). In der Membran kann man nur selten einen durchlaufenden Kanal oder Plasmafaden erkennen. Junge Haustorien sind äußerst dünn behäutet (Abb. 8, *a*, *b*); an älteren ist eine dünne, in Chlorzinkjod farblos bleibende Membran sichtbar (Abb. 8, *c*, *d*, *f*). Außerdem erfolgt wie bei den Protococcalenflechten Abscheidung gewöhnlicher oder besonders stark färbbarer Membransubstanz rund um das Haustorium oder manchmal nur an dessen Basis (Abb. 8, *d*, *e*, *g*, *h*). Große, um die Haustorien gebildete Membranhöcker werden durch allseitige Anlagerung von Membransubstanz im Inneren und Verschleimen der äußeren Schichten aus der Zelle hinausbefördert (Abb. 8, *i—k*).

Eine allmähliche Schädigung der Gonidien kann man nicht erkennen: die Zahl der toten Algenzellen bleibt in normalen Grenzen.

Ein starkes Vorauseilen im Wachstum eines der beiden Partner tritt nicht ein. Doch sind am Thallusrend die Algenfäden länger und nur spärlich von Hyphen umwunden.

Herbarexemplare von *Opegrapha varia* PERS., *Opegrapha saxicola* forma *typica* ACH. und forma *dolomitica* ARN. zeigen den gleichen Thallusbau, ebensolche obligate, permanente Haustorien und mitunter Membranverdickungen wie *Opegrapha Mougeotii*. Bei *Opegrapha varia* wurden sie von BORNET offenbar deshalb übersehen, weil er nur intakte, lebende Algenzellen untersuchte; diese sind meist ganz von Hämatochrom erfüllt, so daß man die Haustorien nicht oder nur schlecht sehen kann: dies gilt auch für andere *Trentepohlia*-Flechten.

Besonders auffallend sind die Haustorien von *Opegrapha herpetica* ACH., so daß es erstaunlich ist, daß sie bisher noch nicht bemerkt wurden.

Die Alge unterscheidet sich von der der oben erwähnten *Opegrapha-*

Arten sehr deutlich*. Ihre Zellen sind regelmäßig kugel- oder tonnenförmig, durchschnittlich größer (Breite 7 bis 15 μ, Länge 14 bis 22 μ) und dickwandiger als bei *Opegrapha Mougeotii* (vgl. Abb. 8, *a—l* mit Abb. 8, *m* bis *u*). Die Membran färbt sich in Chlorzinkjod nur schwach blau, da sie neben Zellulose reichlich Pektin enthält und zeigt deutliche einseitige Tüpfelbildung.

In jüngeren Thallusteilen liegen zwischen den netzartig angeordneten Hyphen längere, verzweigte Algenfäden; in der Mitte werden sie von einem etwas dichteren Hyphengeflecht in kleinere Teile und einzelne, abgerundete Zellen aufgelöst (Abb. 8, *q*, *r*, *t*, *u*). An der Thallusoberfläche und in dünneren Lagerteilen sind die Hyphen braun gefärbt. Tiefer liegende Hyphen sind farblos. Der dunkle Lagerrand wird von einer gonidienfreien Zone gebildet. An locker gebauten Stellen des Thallus kann man häufig einzelne Pilzhyphen verfolgen, die entlang eines Algenfadens verlaufen, sich um diesen herumschlingen und ihn mit ihren Seitenzweigen umklammern (Abb. 8, *r*, *t*). In alten Lagerteilen, wo man aus der Lage der isolierten Gonidienzellen noch auf den ursprünglichen Verlauf des Fadens schließen kann, lassen sich gesonderte, lange Hyphen nicht unterscheiden (Abb. 8, *u*); auch die Pilzzellen sind dort kürzer, vielfach verschlungen und durch Anastomosen verbunden.

Jede Algenzelle wird typischerweise von einem, ausnahmsweise von zwei Haustorien angebohrt (Abb. 8, *m—q*, *s*). Der Befall erfolgt bald nach der Teilung; nur junge Zellen am Fadenende enthalten mitunter noch keine Haustorien oder lassen eben das Eindringen einer Hyphe erkennen (Abb. 8, *q*, *s*). Bei der Teilung kann das Haustorium nicht ausgeschlossen werden. Eine bestimmte Beziehung zwischen Teilungsebene und Lage der Haustorien besteht nicht; doch scheinen manche Fäden seitlich auszuwachsen, wenn die Endzelle in der Nähe der Spitze befallen wird (*Trentepohlia* besitzt Spitzenwachstum, Abb. 8, *q*).

Gewöhnlich gliedern langzellige Hyphen kurze, einzellige Seitenäste ab, die die Haustorien bilden (Abb. 8, *o*, *q*). Manchmal legen sich aber auch lange Hyphenzellen selbst an die Gonidien an und entsenden Haustorien (Abb. 8, *p*, *t*). Die kurzen, Haustorien bildenden Pilzzellen sind mit der Algenmembran so fest verbunden, daß sie trotz mechanischer Einwirkung, durch die die übrigen Hyphen losgerissen werden, mit der Gonidie in Verbindung bleiben (Abb. 8, *n*, *o*, *q*).

Die Haustorien sind von Anfang an ungefähr ebenso dick behäutet wie die Hyphen außerhalb der Gonidien (Abb. 8, *o*, *q*, *s*); ihre Membran ist stets farblos, auch wenn die Zelle, von der sie ausgehen, braun gefärbt ist (Abb. 8, *n*). Die Eintrittsstelle in die Membran der Alge ist meist

* Möglicherweise handelt es sich um Sohlenzellen von *Trentepohlia odorata* (Wiggers) Wittrock.

von Anfang an relativ weit (Abb. 8, *o*, *q*, *s*); scheinbar ohne großen Widerstand wächst eine kurze Hyphe einfach in die Gonidie hinein (Abb. 8, *s*). Im Verhältnis zur Größe der Algenzellen und zur relativen Länge anderer Haustorien bleiben die Haustorien aber kurz.

Eine nachteilige Wirkung auf die Gonidien kann man nicht beobachten. Der Inhalt zufällig abgestorbener Algenzellen dürfte aber allmählich vom Pilz aufgenommen werden können, da man völlig entleerte Algenfäden findet; tote Gonidien mit — nach ihren kontrahierten Protoplasten zu schließen — abgestorbenen Haustorien enthalten dagegen noch Plasmareste.

Rund um das Haustorium erfolgt nie Abscheidung von Membransubstanz von seiten der Alge; die Zellwand der Gonidien ist stets einheitlich und gleichmäßig dick. Nach dem Absterben der Algenzellen können die Haustorien nicht mehr weiterwachsen.

Nicht völlig klären ließen sich die Verhältnisse bei *Graphis scripta* ACH. Der Thallus dieser Flechte ist epi- und hypophlöodisch (ober- und unterrindig). Zu Beginn der Entwicklung dringt der Pilz, meist in tangentialer Richtung, zwischen die Korklamellen ein und treibt sie mit Hilfe eines dichten Flechtwerkes von Hyphen auseinander. Dann erst folgt die Alge nach und kann sich weiterhin so stark vermehren, daß ihre Zellen schließlich in mehreren Schichten dicht aneinander liegen, während der Pilz nur in kleinen Zwischenräumen Platz findet. In lebenden Schnitten scheinen die Algenzellen mehr oder weniger isoliert zu sein; wenn man jedoch die Rinde durch Mazeration in 50%iger Kalilauge lockert, sieht man, daß der Thallus aus längeren, verzweigten Fäden besteht, die der Gonidie von *Opegrapha Mougeotii* sehr ähnlich sind.

Daß die auf und in Rinden lebenden verzweigten Fäden von *Trentepohlia umbrina*, wenn sie in Berührung mit den Hyphen der Graphideen kommen, ihr Hämatochrom verlieren, grün werden und in einzelne Zellen zerfallen — eine Behauptung, die NIENBURG (1917) auf Grund von Angaben FRANKS aufstellt — trifft nicht zu. Der Hämatochromgehalt der Graphidaceengonidien schwankt ebenso wie der freilebender Trentepohlien. Die Algenfäden von *Graphis* sind länger als die freier *Trentepohlia umbrina*. Doch dürfte FRANK dies gar nicht so gemeint haben und nur von NIENBURG falsch ausgelegt worden sein.

An Schnitten und noch besser an einzelnen, durch Mazeration und Zerreiben losgelösten und ausgedrückten Gonidienzellen sieht man mehr oder weniger häufig deutliche Anzeichen von Haustorienbildung. Am auffallendsten sind weit ins Innere der Gonidien vorspringende, aus Membransubstanz gebildete Zapfen, die sich in Chlorzinkjod meist dunkelblau färben (Abb. 8, n_1, t_1, u_1, w_1). Außerdem gibt es ähnliche kleinere Gebilde, Membranverdickungen mit manchmal durchlaufenden Kanälen, anscheinend eingekapselte Haustorien und weit in die Algen-

membran vorspringende Protoplasten eng anliegender Pilzzellen (Abb. 8, o_1, s_1, v_1, x_1). Ob feine intrazelluläre Haustorien, ähnlich wie bei der weiter unten beschriebenen *Arthopyrenia gemmata*, oder intramembranöse Haustorien vorhanden sind, ließ sich nicht entscheiden. Manche Bildungen sahen den eingekapselten intrazellulären Haustorien von *Arthopyrenia gemmata* sehr ähnlich (Abb. 8, u_1, w_1). Es ist daher nicht ganz unberechtigt anzunehmen, daß es auch bei *Graphis scripta* intrazelluläre Haustorien gibt, die besonders dünn sind und vielleicht beim Ausdrücken des Gonidienprotoplasten — ohne dieses ist überhaupt kein Einblick zu gewinnen — losgerissen werden, so daß nur die manchmal auftretenden basalen Verdickungen und eingekapselte, tote Haustorien zurückbleiben. Anderseits könnte es sich bei den größeren Gebilden auch um vorzeitig eingedrungene und daher eingekapselte Hyphen handeln, wie dies bei anderen Flechten mit intramembranösen Haustorien geschieht, und auch alle anderen Erscheinungen könnten als Anzeichen für das Vorkommen von intramembranösen Haustorien gedeutet werden.

2. Eine Pyrenulacee und eine Arthoniacee

Das Lager der Pyrenulacee *Arthopyrenia gemmata* (Mass.) Müll.-Arg. (= *Arthopyrenia alba* A. Zahlbr.) dringt nicht so tief zwischen die Korklamellen ein wie das von *Graphis scripta*, sondern bleibt in und auf den obersten Rindenschichten. Die Form und Größe der Algenzellen und Fäden stimmt mit denen von *Graphis scripta* überein. Der Thallus ist, wie es in der Diagnose heißt, oft unscheinbar und kaum zu erkennen; die Gonidien bilden nur kleine Inseln und die Hyphen sind spärlich entwickelt.

Die Beobachtung der intrazellulären Haustorien, die auch bei dieser Flechte vorhanden sind, wird dadurch erschwert, daß sie äußerst dünn sind. In lebenden Algenzellen kann man sie überhaupt nicht erkennen; in Zellen, deren Inhalt ausgedrückt wurde, lassen sie sich trotz Anwendung von Färbungsmitteln bei ungünstiger Lage manchmal nur schwer von Falten in der Membran unterscheiden. Sie sind lang, fadenförmig, gerade oder schwach gebogen, doch nie auffallend gewunden wie bei *Opegrapha Mougeotii* u. a. (Abb. 8, *v*—b_1); Verzweigung tritt manchmal ein (Abb. 8, *z*, b_1). Eine deutliche, doppelt begrenzte Membran läßt sich nie feststellen: meistens sehen sie wie unbehäutete Plasmafäden aus. Manchmal bemerkt man einen breiten, hellen Hof, dessen Begrenzung aber unscharf und dessen Lichtbrechung für eine Pilzmembran zu gering ist (Abb. 8, *z*, a_1).

In einer Gonidienzelle kommen bis vier Haustorien vor (Abb. 8, *x*). Rund um die Basis und manchmal auch bis zu einer größeren Höhe des Haustoriums befindet sich häufig ein Sockel aus Algenmembransubstanz, der sich in Chlorzinkjod normal oder besonders dunkel färbt (Abb. 8, b_1, c_1). Außerdem werden manche Haustorien auch ganz von einer dünnen bis

dicken Schicht von Algenmembransubstanz umgeben (Abb. 8, c_1, e_1, g_1): die Membranhülle scheint dem Haustorium nicht immer unmittelbar anzuliegen (Abb. 8, e_1). Kleine bis sehr starke Membranverdickungen, die schon in Jodjodkalium schwach blau werden, also vielleicht Hemizellulosen enthalten, bilden keine seltene Ausnahme (Abb. 8, c_1, f_1—h_1). In der Aufsicht erkennt man die Eintrittsstellen der Haustorien als winzige helle Kreise in der Gonidienmembran. Solche Perforationsstellen, Sockelbildung, Einkapselung von Haustorien und Membranverdickungen findet man auch in Fällen, wo das Haustorium nicht mehr vorhanden — wahrscheinlich abgerissen — oder nicht funktionsfähig ist (Abb. 8, c_1, d_1, f_1). Aus der Häufigkeit all dieser Anzeichen und der für die gegebenen Untersuchungsbedingungen verhältnismäßig häufigen Sichtbarkeit der Haustorien selbst kann man schließen, daß alle Gonidienzellen im Laufe ihrer Entwicklung von Haustorien befallen werden.

Die Beobachtung der Haustorien von *Arthonia radiata* (PERS.) ACH., TH. FR. emend. var. *astroidea* ACH. gestaltet sich noch schwieriger als bei *Arthopyrenia gemmata*, da der Thallus mehr endophlöodisch wächst und demgemäß der Druck bei der Präparation stärker sein muß. Dabei werden aber offenbar die Haustorien meist losgerissen.

Der Thallus ist etwas dichter gebaut als bei *Arthopyrenia gemmata*, sonst stimmen die Gestalt der Haustorien und andere Einzelheiten überein; mehr als ein Haustorium in einer Zelle und Verzweigung der Haustorien ließen sich bei *Arthonia radiata* jedoch nicht feststellen (Abb. 8, i_1, j_1, m_1).

Anzeichen der Haustorienbildung findet man an vielen Gonidienzellen, Haustorien selbst nur sehr selten, so daß es fraglich bleibt, ob alle Algenzellen Haustorien enthalten (Abb. 8, k_1, l_1).

3. *Gyalectaceae*

Gyalecta cupularis SCHAER. (*Gyalecta jenensis* A. ZAHLBR.). Es ist schon seit langem bekannt, daß die Gonidie von *Gyalecta cupularis* *Trentepohlia aurea* ist. Dies läßt sich leicht feststellen, weil bei Bedingungen, die für den Flechtenpilz nicht günstig sind — und solche treten scheinbar häufig ein —, die Alge aus dem Thallus auswächst und die für *Trentepohlia aurea* kennzeichnenden Räschen bildet.

Nach REINKE sollen die Algenfäden im Lager vollständig in Einzelzellen aufgelöst sein. Obwohl ich Thalli verschiedenen Alters und von mehreren Standorten bei Lunz untersuchte, kann ich dies nicht bestätigen. Nur in Schnitten durch Apothezien erscheinen die Algenzellen vollständig abgerundet und isoliert, was aber nur zum Teil darauf beruht, daß die Zellen tatsächlich isoliert sind, sondern zum Teil dadurch bedingt ist, daß man beim Schneiden nicht die Richtung des Fadenverlaufes trifft. Im eigentlichen Thallus kann man dagegen immer zwischen

einem dichten Flechtwerk sehr englumiger Hyphen längere und kürzere Algenfäden verfolgen. So konnten gegen den Rand zu bis zehn Zellen in einem sohlenartigen Faden gezählt werden. In der Thallusmitte ist der Aufbau etwas dichter, so daß man die in verschiedener Höhe verlaufenden, unregelmäßigen Fäden nicht so leicht verfolgen kann; doch ist die Zahl ihrer Zellen auch dort nicht viel geringer als am Rand. Einzelne, abgerundete Zellen, wie sie in Abb. 9, *c, d*, für *Jonaspis suaveolens* wiedergegeben werden, fehlen praktisch vollkommen. Der Thallus ist in der Mitte dickfilzig, ungefähr drei Algenzellen hoch, am Rand dünner und lockerer gebaut. Die Alge wächst dort auch unter normalen Bedingungen dem Pilz etwas voraus und bildet manchmal, wie in den freien Rasen, einzelne aufrechte Fäden.

Die Einwirkung des Pilzes auf die einzelnen Godinienzellen dürfte sich auf das zeitweise Eindringen intramembranöser Haustorien beschränken (Zeitpunkt der Untersuchung Anfang Juni und Oktober). Dafür sprechen auffallende Verdickungen in der Gonidienmembran (Abb. 9, *m—p, s, t*). Die genaue Beobachtung ist deshalb schwierig, weil die Zellen sich nicht leicht aus dem Thallusverband und voneinander lösen lassen und ihr Inhalt sich schwer ausdrücken läßt. Außerdem ist ihr Durchmesser so groß und die Membran so dick, daß die optischen Bedingungen ungünstig sind. Bei den manchmal beobachteten von Membransubstanz umgebenen haustorienähnlichen Gebilden handelt es sich wahrscheinlich um vorzeitig eingedrungene Hyphen (Abb. 9, *q, r*).

Jonaspis suaveolens Th. Fr., die ich im Mai und Oktober in Lunz untersuchte, enthält ebenfalls *Trentepohlia aurea* als Gonidie. Das Auswachsen der Alge aus dem Thallus wurde bisher noch nicht in größerem Maße beobachtet, doch konnte ich am Rande eines Thallus einzelne pilzfreie Algenfäden vom Aussehen der aufrechten Fäden von *Trentepohlia aurea* und in einem Fall auch ein Sporangium finden.

Am Lagerrand bildet die Gonidie längere, gerade oder meist sohlenartig gekrümmte Fäden, die bis 13zellig sein können (Abb. 9, *b*). Das Wachstum des Pilzes hinkt dort hinter dem der Alge etwas nach. Die Hyphen wachsen gewöhnlich nur in horizontaler Richtung zwischen den Algenfäden, legen sich an die Algenzellen an und drängen sie schließlich auseinander. In alten Lagerteilen kann man den ursprünglichen Verlauf der Algenfäden nur noch an der Lage der einzeln oder zu zweien liegenden, durch Pilzgewebe getrennten Zellen erkennen.

Schon bei Beobachtung der Zellen im Thallusverband sieht man, daß die Pilzzellen meist an einer, manchmal auch an zwei Seiten der Gonidienzellen besonders lebhaft wachsen, ja förmlich wuchern (Abb. 9, *c, d*). Trotz stärkerer mechanischer Einwirkung durch Hin- und Herschieben des Deckglases, wodurch die einzelnen Gonidienzellen frei werden, löst sich der Pilz an diesen Stellen nicht von der Alge, sondern bleibt ihr

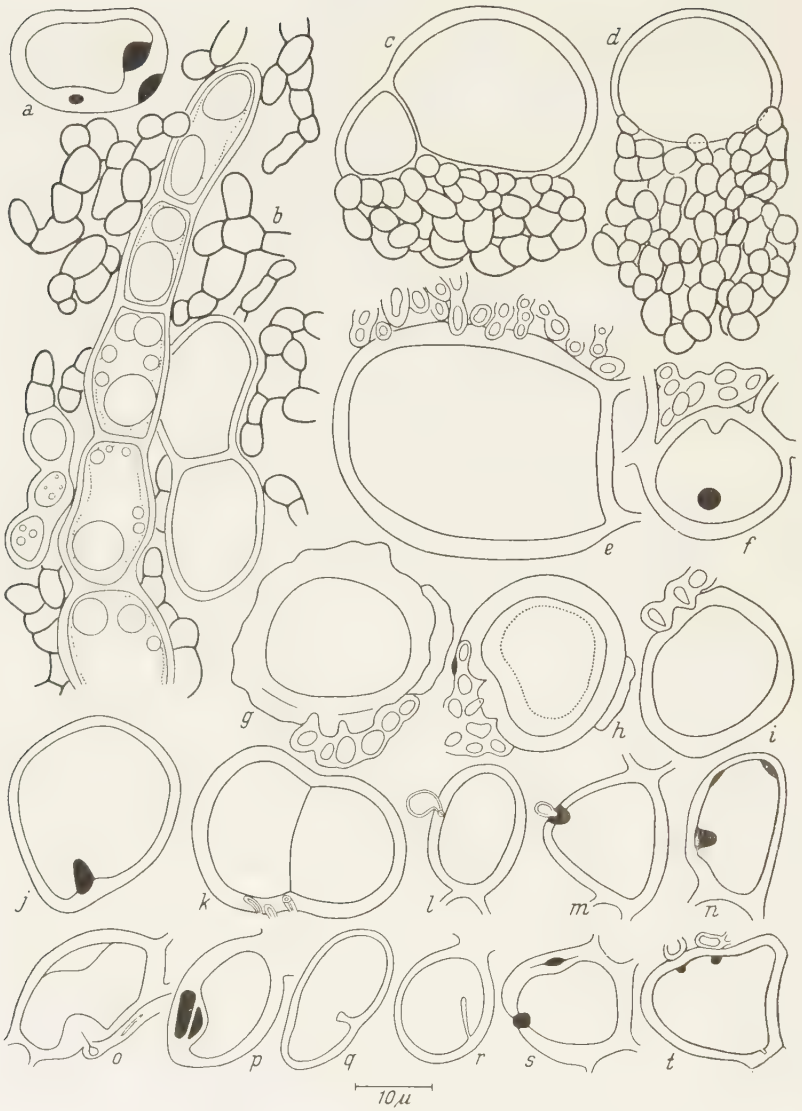


Abb. 9. *Trentepohlia*-Flechten

a—l Jonaspis suaveolens, *a* Gonidienzelle mit dunkel gefärbten Membranverdickungen, *b* Algenfaden vom Thallusrand mit zylindrischen Zellen, noch nicht in engerer Verbindung mit den Pilzhyphen, *c*, *d* abgerundete Gonidienzellen aus der Thallusmitte mit einseitig anhaftenden Gewebeklumpen des Pilzes, *e* besonders große Gonidienzelle, in deren Membran Pilzzellen eingedrungen sind, *f* Gonidienzelle mit einer dunklen und einer normal gefärbten Membranverdickung, *g*, *h* Ausschaltung der Einwirkung des Pilzes von Seiten der Alge durch Anlagerung neuer Membransubstanz

als dicker Klumpen anhaften. Die Zellen dieser Gewebeklumpen sind besonders plasmareich. Trotz der ungünstigen optischen Bedingungen sieht man, daß die Pilzzellen in die Membran der Gonidien wachsen oder dünne Fortsätze in sie entsenden (Abb. 9, *e—i*, *k*, *l*). Diese intramembranösen Haustorien, die mitunter auch bei gewaltsamer Lostrennung des Pilzes erhalten bleiben, besitzen eine deutlich doppelt begrenzte Membran, ziemlich deutlichen plasmatischen Inhalt und sind gewöhnlich an der Eintrittsstelle in die Membran etwas verengt. Sie wachsen geradewegs oder mit einigen Krümmungen bis zum Algenprotoplasten (Abb. 9, *k*, *l*). Manchmal schieben sich auch ganze Zellen oder Fortsätze, deren Wand man nicht sieht, in die Gonidienmembran vor (Abb. 9, *e*, *g—i*). Wie man aus Verdickungen und der Einkapselung in Membransubstanz schließen kann, dringen die Haustorien ausnahmsweise auch weiter bis ins Innere der Gonidienzelle (Abb. 9, *f*, *j*). Neben der Bildung von Membranverdickungen an bestimmten Stellen dient auch allseitige starke Absonderung von Membransubstanz und Verschleimen der äußeren Schichten der Ausschaltung der Haustorien (Abb. 9, *g*, *h*). Auf die gleiche Weise werden dunkel färbbare Anschwellungen und linsenförmige Einschlüsse in der Membran nach außen befördert (Abb. 9, *h*).

Einseitige Pilzwucherungen, intramembranöse Haustorien oder Reaktion auf solche durch Verdickungen findet man praktisch an allen älteren Gonidienzellen. Eine Schädigung der Gonidien ließ sich nicht feststellen.

IV. Sonderfälle verschiedener Arten der Verbindung von Pilz und Alge

Neben der großen Zahl von Flechten, deren Gonidien dauernd von intrazellulären oder zeitweise von intramembranösen Haustorien befallen werden, gibt es auch Flechten, bei denen keine oder nur spärliche morphologische Anzeichen für ein Parasitieren des Pilzes auf der Alge gefunden werden konnten. In einigen dieser Fälle wird eine ganz genaue, in kurzen Zeitabständen wiederholte Beobachtung, wie sie im Rahmen dieser Arbeit nicht möglich war, morphologisch und zeitlich streng ge-

im Innern und Verschleimen der äußeren Schichten, *i* in die Gonidienmembran eingesenkte Pilzzellen, *j* verhältnismäßig weit ins Innere der Gonidienzelle vorspringende Membranverdickung, *k*, *l* intramembranöse Haustorien in einer eben geteilten und einer jungen Gonidienzelle; *m—t Gyalecta cupularis*, *m—p*, *s*, *t* Gonidienzellen mit verschiedenartigen Membranverdickungen, *q* weit vorgedrungene Hyphe von Algenmembransubstanz umgeben, *r* Gonidienzelle mit farblosem, haustorienähnlichem Gebilde. — (*b*, *c*, *d* nach Behandlung mit Salzsäure in Wasser, alle übrigen Figuren nach Behandlung mit Salzsäure und Chlorzinkjod, Inhalt zum Teil ausgedrückt)

regelte Verhältnisse ähnlich wie bei den Flechten mit intramembranösen Haustorien vielleicht noch aufdecken können. Andeutungen hierfür ergaben meine Untersuchungen. Bei einem anderen Teil von Flechten wird dies wahrscheinlich nicht gelingen.

1. Eine Verrucariacee mit einer Heterotrichale als Gonidie

Verrucaria elaeomelaena ARN. ist eine in Bächen bei Lunz sehr häufig vorkommende Wasserverrucariacee; sie wurde im September 1940 untersucht.

Der Thallus besteht aus einem schwarzen ölreichen Grundgewebe, worauf schon der Name hindeutet, und aus einer Algenschicht mit durchsichtigen Pilzhyphen. Die Zellen des sog. Grundgewebes sind tot; auch absterbende Pilzzellen der Algenschicht verfärben sich allmählich schwarz. Die Pilzzellen bilden rund um die Algen ein auffallend dichtes, nahezu lückenloses Pseudoparenchym (Abb. 10, *a*, *b*, *h*, *i*, *k*); aus ihrer Anordnung in Längsreihen normal zur Oberfläche kann man häufig die Entstehung aus langen Hyphen erkennen. Eine besonders differenzierte Rinde gibt es nicht, doch reichen die Gonidien nicht bis ganz an die Thallusoberfläche. Diese ist in jungen Teilen am Rand der Lager völlig einheitlich und glatt. In alten Thallusteilen ist die oberste Zellschicht des Pilzes häufig aufgelockert und von Blaualgenaufwuchs durchsetzt (Abb. 10, *b*, *c*).

Die Gonidien liegen im Thallusrand einzeln oder zu zweien schütter zwischen den Pilzzellen (Abb. 10, *h*, *k*). Ihre Gestalt ist kugelförmig bis ellipsoidisch. Eine gesonderte Algenmembran kann man hier ebensowenig wie bei größeren Zellen in der Lagermitte unterscheiden; sie ist so dünn, daß sie mit der Membran der eng anliegenden Pilzzellen optisch verschmilzt. Sie gibt keine Zellulosereaktion; in verschiedenen Farblösungen verhält sie sich wie die Wand der Hyphen. Die Zahl der scheibchenförmigen, ellipsoidischen Chromatophoren beträgt zwei bis sechs, mitunter noch mehr, Pyrenoid und Stärke fehlen (Abb. 10, *a*—*k*). Ihre Farbe ist das für Heterokonten kennzeichnende Gelbgrün; ebenso ist das „glasige" Aussehen für Heterokonten typisch.

In der Thallusmitte bildet die Gonidie senkrecht zur Oberfläche verlaufende Fäden, die bis vier Zellen lang, manchmal vielleicht auch noch länger werden können (Abb. 10, *b*, *c*). Verzweigung der Fäden tritt im Thallus nicht ein. Zwischen Rand und Mitte findet man Übergänge, wo sich die Pilzzellen gerade zwischen die einzelnen Zellen der Fäden drängen (Abb. 10, *i*). Offenbar wächst in alten Lagerteilen die Alge noch etwas weiter, während im Wachstum des Pilzes schon ein Stillstand eingetreten ist; in jungen Teilen kommt dagegen der Pilz der Alge zuvor und isoliert die Algenzellen.

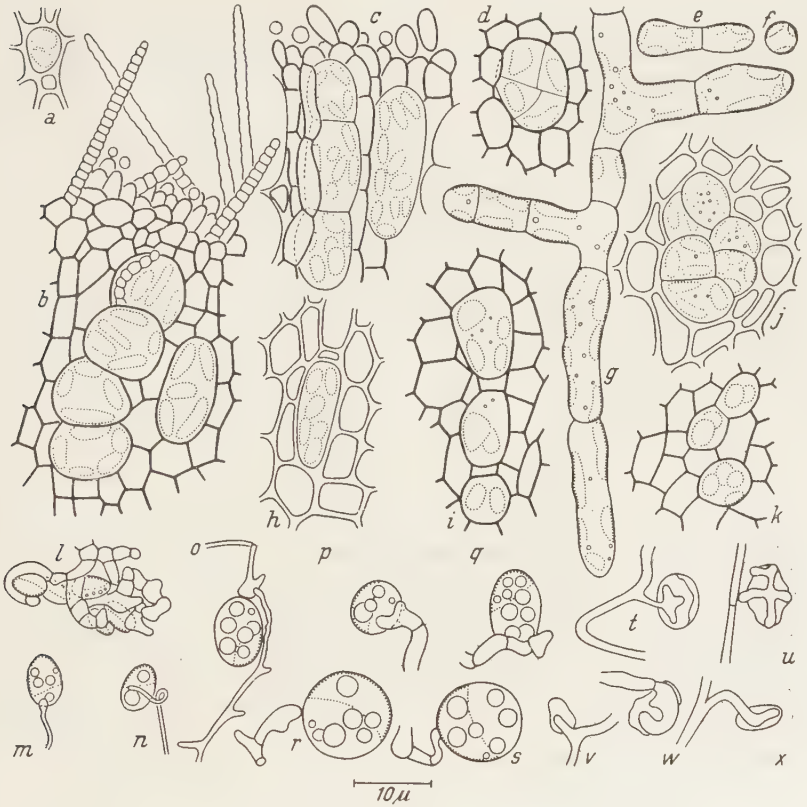


Abb. 10

a—k Verrucaria elaeomelaena, *a* isolierte Gonidienzelle vom Thallusrand, *b* Aufbau der Gonidienzone in der Lagermitte (Thallusoberfläche mit epiphytischen Blaualgen besetzt), Pilzzellen um einen vierzelligen Algenfaden und eine isolierte Gonidienzelle pseudoparenchymatisch angeordnet, *c* etwas lockerer gebaute Stelle des Lagers, *d* Bildung von vier Autosporen in einer isolierten Gonidienzelle am Lagerrand (*a—d* Thallus quer), *e* zweizelliger Faden, *f* Akinete, *g* langer verzweigter Algenfaden (*e*, *f*, *g* aus Kultur in Knopscher Nährlösung), *h* isolierte Gonidienzelle im Lagerrand, Aufbau lückenlos pseudoparenchymatisch, *i* ursprünglich zusammenhängende, durch den Pilz isolierte Gonidienzellen, *j* gestauchter Algenfaden, *k* kleine, isolierte Gonidienzellen (*h—k* Thallusrand quer); *l—x Icmadophila ericetorum*, *l* Aufbau eines Abschnittes mit kleinen, dünnwandigen Gonidienzellen, Pilzhyphen kurzzellig und stark gewunden, *m—o* von Gallerte umgebene, größere *Coccomyxa*-Gonidien, zu deren Protoplasten dünne, langzellige und langgestreckte Hyphen führen, diese in der Nähe des Gonidienprotoplasten bei *m* etwas, bei *o* stärker angeschwollen, *p—s* Hyphen in der Nähe der stark vergrößerten Gonidienzellen kurzzellig, angeschwollen und verzweigt (bei *r* und *s* Gallerte nicht wiedergegeben), *t—x* in den Resten abgestorbener Gonidienzellen steckende, charakteristisch gewundene und verzweigte Hyphen. — (*a—l* in Wasser, *m—x* nach Färbung mit Rutheniumrot)

Gewöhnlich vermehren sich die Gonidien durch Zweiteilung, mitunter tritt in isolierten Zellen am Thallusrand auch Bildung von vier Autosporen ein (Abb. 10, *d*). Als Reservestoff dienen offenbar kleinere bis große Öltröpfchen. Besondere ins Innere der Algen reichende Abgliederungen des Pilzes oder andere anatomische Anzeichen für ein Parasitieren des Flechtenpilzes auf der Alge gibt es nicht*. Solche sind offenbar nicht „nötig", weil die Gonidienmembran sehr dünn ist.

Ein vorläufiger Versuch einer Rohkultur der Gonidie in KNOPscher Nährlösung ergab folgendes. Hier und da wachsen aus kleinen Thallusstücken lange verzweigte Algenfäden aus. In großer Zahl entstehen gleiche Fäden aus kleinen runden Akineten, deren Entstehung und Freiwerden jedoch nicht verfolgt werden konnte (Abb. 10, *e—g*). Die Gestalt der Fadenzellen ist unregelmäßig lang-zylindrisch. Die Fäden im Thallus machen im Vergleich zu freien den Eindruck, als ob sie gestaucht wären.

Auf Grund ihrer Morphologie muß man die Gonidie von *Verrucaria elaeomelaena* in der Gattung *Heterococcus* CHODAT (Heterotrichale) einreihen. Ob es sich um eine schon bekannte Art handelt, kann vorderhand nicht festgestellt werden, da nicht alle Entwicklungsstadien beobachtet wurden und anderseits die Beschreibung der hauptsächlich aus Kulturen bekannten Arten dieser Gattung eine eindeutige Bestimmung nicht ermöglicht.

2. *Coccomyxa*-Flechten und vergleichsweise einige Blaualgenflechten

Icmadophila ericetorum A. ZAHLBR. von Standorten bei Lunz wurde im Juli und September untersucht.

Die Gonidienalge gehört der Gattung *Coccomyxa* SCHMIDLE an, sie wurde von JAAG (1933) erstmalig reingezüchtet und als eigene Art erkannt.

Das Lager von *Icmadophila* gilt als einförmig; dies trifft jedoch nicht ganz zu. Wenn die Flechte üppig gedeiht, was an ihrer intensiv bläulich grünen Farbe kenntlich ist und bei Lunz im Juli 1940 der Fall war, besteht ihr Thallus aus zweierlei ziemlich deutlich getrennten Abschnitten: an der Oberfläche des Lagers befinden sich unregelmäßige Klumpen von sehr kleinen Algenzellen, die sehr dicht in einem Gewirr von Hyphen liegen, aber sehr lose an ihnen haften (Abb. 10, *l*); zwischen und unter diesen lockeren, abbröckelnden Gebilden befinden sich kleine und große Thallusabschnitte, in welchen die Algenzellen sehr groß und

* Öfters findet man einen Pilz, der den Algenzellen außen anliegt oder den Hohlraum abgestorbener Gonidien erfüllt; es handelt sich um einen Flechtenparasiten mit blauschwarz gefärbten, kleinen, runden Zellen, der an manchen Stellen in und auf dem Thallus größere Wucherungen bildet (Abb. 10, *b*).

von weiten Gallerthüllen umgeben sind; Übergänge zwischen großen und kleinen Zellen fehlen praktisch.

In den erstgenannten Teilen sind die Algenzellen ellipsoidisch und erreichen höchstens eine Länge von 5,5 μ. Wenn sie soweit herangewachsen sind, oder manchmal schon früher, teilen sie sich mit einer schräggestellten Wand in zwei Tochterzellen [nach Jaag (1933) ist dies als reduzierte Autosporenbildung aufzufassen]. Ihre Membran ist sehr dünn, gibt jedoch erkennbare Zellulosereaktion. Der Pilz liegt den Gonidien mittels kurzzelliger, stark gekrümmt verlaufender und offenbar lebhaft wachsender Hyphen an. Irgendwelche Anzeichen für Haustorienbildung kann man nicht erkennen.

In älteren Thalli kommt es zur Ausbildung größerer gallertiger Lagerteile. In diesen verlaufen die Hyphen gewöhnlich zwischen den Gallerthüllen der Algenzellen; sie setzen sich aus langgestreckten Zellen zusammen. Die Gonidien sind meist rund, manchmal auch ellipsoidisch und gewöhnlich 6 bis 10 μ breit (Abb. 10, *m*—*s*). Der Chromatophor ist nur schwach gefärbt, manchmal scheinbar undeutlich begrenzt und durch zahlreiche große Fettropfen verdeckt. In diesen großen Gonidienzellen konnte öfters Bildung von mehreren Autosporen beobachtet werden. Neben Stellen, wo der Pilz nur zwischen den Gallerthüllen wächst, fallen solche auf, wo in toten Gonidienzellen Pilzhyphen stecken (Abb. 10, *t*—*x*). Diese bilden dann ganz charakteristische Verzweigungen und Krümmungen in den bereits glasig gewordenen und geschrumpften Algenprotoplasten und man kann sich nicht des Eindruckes erwehren, daß die Gonidienzellen infolge des Eindringens der Hyphen abgestorben sind. Dies läßt sich jedoch nicht streng beweisen. Bei näherem Zusehen findet man zwar oft dünne Seitenzweige von Hyphen, die in die Gallerte eindringen und sich dem Algenprotoplasten anlegen (Abb. 10, *m*, *n*); ein Eindringen in die Algenzelle konnte aber nie beobachtet werden, so daß man vorderhand annehmen muß, daß die dem Algenprotoplasten außen anliegende Hyphe erst nach dessen Absterben eindringt und die Plasmareste aufnimmt.

Zwischen den großen Algenzellen mit Gallerthüllen findet man manchmal, scheinbar vom Rand her eingeschleppt, kleine dünnwandige Gonidien. Der Pilz bildet in ihrer Umgebung mitunter gabelartige Verzweigungen — vielleicht Schubhyphen — und verhält sich schließlich so wie in den lebhaft wachsenden Teilen des Thallus.

Die Verhältnisse im September unterscheiden sich etwas von den eben für den Juli geschilderten. Abschnitte mit kleinzelligen Gonidien sind von einer dünnen Rinde umgeben. Die Algen liegen nicht übermäßig dicht, da sie sich offenbar nicht so lebhaft teilen wie im Frühjahr oder Sommer. Zwischen kleinzelligen, dünnwandigen und großen von Gallerte umgebenen Gonidien gibt es alle Übergänge. Anlegen von Hyphenenden

an die Algenprotoplasten kommt vor: tote Algen, in denen Pilzzellen stecken, fehlen.

Stärke findet man sowohl in kleinen wie großen Zellen im Juli und September.

Eine endgültige Deutung läßt sich auf Grund des bis jetzt vorliegenden Beobachtungsmaterials nicht geben. Die zwangloseste Auffassung ist wohl folgende: in lebhaft wachsenden Thalli ist die Membran der Gonidien so dünn, daß sie einem Stoffaustausch von Pilz und Alge keinen großen Widerstand entgegensetzt. Alge und Pilz wachsen dort gleichsinnig. Bei ungünstigen Bedingungen läßt die Teilungsintensität der Alge nach: es erfolgt Wachstum und Ausbildung von Gallerthüllen. Durch diese wird der enge Zusammenhang mit dem Pilz gestört, die Hyphen wachsen infolgedessen langsam und bilden schmale lange Zellen aus. In einigen Fällen vermögen sie jedoch in die Gallerte der Gonidien einzudringen, anzuschwellen und sich zu verzweigen; die Algenzellen werden dabei abnormal groß. Alte, derartig vom Pilz befallene Gonidien können nicht mehr Autosporen bilden und sterben schließlich ab, worauf die Hyphen unter lebhaftem Wachstum eindringen und den Inhalt ausnutzen.

Bei dem mit *Icmadophila* nahe verwandten *Baeomyces byssoides* SCHAER. (= *Baeomyces rufus* REBENT.) mit homöomer gebautem Lager und bei *Solorina saccata* ACH. und *Peltigera aphthosa* WILLD., zwei Peltigeraceen mit geschichtetem blattartigem Thallus, bilden die *Coccomyxa*-Gonidien keine Gallerte und zeigen keine auffallenden Größenschwankungen. Sie sind durchwegs dünnwandig und werden von mehr oder weniger dünnwandigen Hyphen umsponnen (Abb. 11, *a*, *b*); zu einem Eindringen in die Membran oder gar ins Innere der Gonidien kommt es nicht.

Besonders bei *Peltigera aphthosa* ist es auffallend, wie klein und zartwandig die Pilzzellen der Algenzone im Vergleich zu den großen dickwandigen Zellen der Rinde und des Markes sind. Daß es sich im ersten Fall um Organe der Stoffaufnahme handelt, ist ein naheliegender Schluß.

Stärke läßt sich bei allen drei Flechten im Juli und September nachweisen*.

Die Fäden von *Nostoc* in *Peltigera canina* WILLD. und in den Cephalodien von *Peltigera aphthosa* und von *Dichothrix* in *Placynthium*

* Die bereits bekannten Blaualgen-Cephalodien von *Solorina saccata* (FORSSELL, GOEBEL, KAULE) konnte auch ich beobachten. Im Gegensatz zu KAULE konnte ich jedoch keine Verdickung der Thallusrinde oberhalb des Cephalodiums und auch nicht die Bildung einer pseudoparenchymatischen Rinde unmittelbar unterhalb der Blaualgen feststellen. Die Blaualgen schienen vielmehr einfach an Stelle der *Coccomyxa*-Algen in der Gonidienzone zu liegen.

Abb. 11

a Aufbau der Gonidienzone von *Solorina saccata* (Thallus quer); *b Baeomyces byssoides*, Umschlingung und stellenweise auch Deformierung der dünnwandigen *Coccomyxa*-Gonidien durch die Pilzhyphen; *c Peltigera canina*, innerhalb der Gallerte der Blaualgengonidien wachsende Pilzhyphen; *d Collema melaenum*, Gonidienzelle knapp unterhalb der Thallusoberfläche von regelmäßig gebauten Pilzhyphen umgeben, die jedoch nur an einer Stelle etwas in die Gallerthülle eindringen; *e—t Collema* sp., *e—h* von reich verzweigten, angeschwollenen, fettreichen Hyphen umgebene Heterocysten. *i—l*, *n—p* an vegetativen Fadenzellen und Heterocysten anliegende Pilzhyphen, verschiedenartig gewunden und angeschwollen, bei *i* und *l* Cyanophycin-Gehalt der befallenen Gonidienzellen geringer als der der Nachbarzellen, *m*, *q—t* abgestorbene Gonidienzellen den Hyphen seitlich anhaftend. — (*c*, *d*, *n* nach Färbung mit Rutheniumrot, alles übrige in Wasser)

nigrum (S. Gray)* werden wie *Coccomyxa* in den oben behandelten Flechten von unregelmäßigen, dünnwandigen Hyphenzellen umsponnen Bei *Peltigera canina* kommt es gelegentlich auch zum Eindringen von Pilzzellen in die Gallerte der Gonidien (Abb. 11, *c*); bei den Cephalodien von *Peltigera aphthosa* und bei *Placynthium nigrum*, die dichteren Auf-

* Diese Arten sind so gut bekannt, daß auf sonstige Einzelheiten nicht eingegangen zu werden braucht (Geitler, 1934; Moreau, 1921; Zacharias).

bau besitzen, ist dies, wie bei anderen Blaualgenflechten, die Regel (GEITLER 1934).

3. Collemataceen mit *Nostoc* als Gonidie

Von den Collemataceen wußte man bisher, daß bei Vertretern der Gattung *Lempholemma* (KÖRB.) ZAHLBR. in einzelne Fadenzellen der *Nostoc*-Gonidie Haustorien entsendet werden, daß eine Reaktion von seiten der Alge erfolgt, aber die befallene Zelle schließlich abstirbt. Für *Collema* und *Leptogium* schienen die Untersuchungen MAMELIS, die bei drei *Collema*-Arten und einem *Leptogium* keine Haustorien oder ähnliche Bildungen sehen konnte, die übliche Annahme zu bestätigen, daß Alge und Pilz ohne engeren Zusammenhang wachsen. Im Gegensatz hierzu zeigen meine Beobachtungen, daß die Verhältnisse auch in der Gattung *Collema* nicht so einfach liegen.

Bei *Leptogium saturninum* NYL., *Collema melaenum* ACH. [= *Collema multifidum* (SCOP.) SCHAER.], *Collema pulposum* ACH. und einer *Collema*-Spezies, die bei Lunz auf Steinen und über Moosen häufig wächst, aber leider nie fruchtet, bot sich zunächst auch mir Ende Mai das gewohnte Bild: die ziemlich geraden langzelligen Hyphen verlaufen zwischen den dicken Gallertscheiden der *Nostoc*-Fäden. Zum Eindringen in dieselben kommt es nur ausnahmsweise nahe der Thallusoberfläche und offenbar zufällig (Abb. 11, *d*). Die Hyphen treten jedoch auch dort nicht mit den Algenzellen in Berührung.

Anfang Oktober herrschten bei drei Arten die gleichen Verhältnisse wie im Mai, nur bei der unbestimmbaren *Collema*-Art* fielen schon bei flüchtigem Durchmustern von Thallusquerschnitten Stellen auf, an denen der Pilz abnormal wuchs. Diese Stellen liegen meist in einiger Entfernung vom Rand, also nicht in ganz jungen Thallusteilen. Wie erwähnt, verlaufen die Pilzhyphen gewöhnlich gerade, sie sind gleichmäßig dünn und wenig verzweigt; nur an der Thallusoberfläche bilden sie öfter Seitenäste, sind gekrümmt und aus etwas kürzeren Zellen aufgebaut. Die auffallenden Stellen zeichnen sich nun dadurch aus, daß die Pilzhyphen stärker verzweigt, gekrümmt und angeschwollen sind, häufig aus kurzen Zellen bestehen und besonders zahlreiche und große Fettröpfchen enthalten (Abb. 11, *e*). Im ganzen machen sie einen „unruhigen" Eindruck. Das lebhafte Wachstum dieser Hyphen wird

* Die Flechte bildet an feuchten Stellen im Wald ausgedehnte Lager auf Kalkstein und geht auch auf Moose über. Der befeuchtet glänzendbraunschwarze Thallus bildet große, bis über 1 cm breite, am Rande gewellte Lappen und ist in der Mitte von großen, runden Isidien besetzt, die gegen den Rand zu kleiner werden. Mitunter findet man apothezienähnliche Gebilde von ungefähr 8 mm Durchmesser, die jedoch auch nur mit Isidien besetzt sind.

offensichtlich dadurch bedingt, daß einzelne Äste in die Gallerthüllen eindringen, sich an die Gonidien anlegen und ihnen Nährstoffe entziehen. Am leichtesten gelingt anscheinend der Befall von Heterocysten, da man in Lagern, in denen nur an wenigen Algenzellen Hyphen anliegen, unter diesen eine verhältnismäßig große Zahl von Heterocysten findet (Abb. 11, *e*—*h*). Dies ist insofern verständlich, als die Heterocysten infolge des Aussetzens der Gallertabscheidung leicht von den Hyphen erreicht werden können; andrerseits besteht die Membran der Heterocysten zum Teil aus fester Zellulose und ihr Plasma ist in Degeneration begriffen. Dieses Verhalten steht im Gegensatz zu dem von *Lempholemma*, wo die Haustorien niemals Heterocysten, sondern ausschließlich lebenskräftige vegetative Zellen anbohren (Bornet, Mameli, Geitler, 1933). Jedenfalls werden die Hyphen in der Nähe von Heterocysten zu dem gleichen üppigen Wachstum angeregt wie Hyphen, die vegetativen Fadenzellen anliegen. Die Vermutung, daß die Heterocysten sich erst unter der Einwirkung des Pilzes bilden, bestätigte sich nicht.

In Thallusteilen, wo der Befall schon weiter fortgeschritten ist, läßt sich keine Bevorzugung der Heterocysten feststellen. Es werden dort offenbar ganz zufällig Heterocysten und vegetative Fadenzellen befallen; doch tritt dies immer an gewissen Stellen gehäuft ein. Abschnitte zwischen diesen Stellen zeigen ganz normales Wachstum.

Das Anlegen an die Gonidienzellen geschieht auf ganz verschiedene Art und Weise. Die dazu dienende Hyphe kann die Alge nur mit ihrer Spitze eben berühren, sie kann sich ihr aber auch seitlich entlang kleinerer oder größerer Strecken anlegen und dabei verschiedenartig anschwellen (Abb. 11, *e*—*p*). Häufig winden sich die Hyphen auch um die Algenfäden herum und drängen auf diese Weise zwei Zellen auseinander, wobei sie nicht immer an der Befallsstelle endigen (Abb. 11, *e*, *f*, *j*, *n*). Schließlich können sich die Hyphen auch an den Gonidienzellen verzweigen und diese weitgehend einhüllen. Wie das Anlegen an Gonidienzellen auch zur Bildung von Seitenzweigen und zu lebhaftem Wachstum an anderen Stellen der Hyphe anregt, zeigt Abb. 11, *o*, *p*.

Eine Schädigung der Gonidien läßt sich zunächst nicht erkennen. Gegenüber den unbefallenen Nachbarzellen besteht höchstens ein gradueller Unterschied im Cyanophycingehalt (Abb. 11, *i*); die „gesunden" Zellen sind auch manchmal kleiner als die befallene Zelle, da sie sich noch teilen, während jene dazu anscheinend nicht mehr imstande ist (Abb. 11, *l*). Zuletzt sterben die befallenen Algenzellen jedoch ab (Abb. 11, *m*, *q*—*t*). Dies scheint sehr rasch, geradezu plötzlich vor sich zu gehen, da man neben vielen befallenen, normal aussehenden viele tote Gonidienzellen, aber nur wenig Übergangsstadien findet. Das Absterben macht sich dadurch bemerkbar, daß das Chromatoplasma heller wird und die Cyanophycinkörnchen schwinden. Die toten Gonidien hängen als ho-

mogen bräunlich gefärbte und zuletzt farblose, stark lichtbrechende Kappen an den dick angeschwollenen Hyphen. Nach Färbung mit Rutheniumrot treten sie deutlich hervor.

Der Befall der Gonidien setzt ungefähr in der gleichen Entfernung vom Rand wie die Isidienbildung ein. Er ist jedoch nicht etwa die Voraussetzung für diese oder für die Fruchtkörperbildung, da Isidien auch im Frühjahr entstehen, wenn keinerlei engerer Zusammenhang von Pilz und Alge zu beobachten ist, und da Fruchtkörper in Lunz anscheinend nie gebildet werden.

Besprechung der Ergebnisse

Daß man die Bildung von Haustorien als Beweis dafür ansehen muß, daß der Pilz auf der Alge parasitiert, ist wohl selbstverständlich. Der Grad der dabei eintretenden Schädigung ist allerdings schwankend; dies hat jedoch mit dem Begriff Parasitismus nichts zu tun. Denn auch Zellen von Blütenpflanzen, die von parasitischen Pilzen befallen sind, können noch längere Zeit am Leben bleiben (PEIRCE). Andrerseits ist eine für die Gonidien nützliche Stoffabgabe durch die Haustorien nicht anzunehmen. Die Vergrößerung mancher befallenen Gonidien beruht offensichtlich auf einer Teilungshemmung; sie führt letzten Endes zum Absterben.

Die Vermutung, daß bei verschiedenen Protococcalenflechten häufiger intrazelluläre Haustorien regelmäßig vorkämen als man bisher annahm, bestätigte sich. Es konnten bei 13 Arten verschieden gestaltete derartige Haustorien beobachtet werden. Den größten Prozentsatz nehmen naturgemäß *Cystococcus*-Flechten ein, da diese überhaupt am weitesten verbreitet sind. Alle Erwartungen übertraf das reichliche Auftreten von intrazellulären Haustorien bei *Trentepohlia*-Flechten (bei 8 von 10 Arten); in *Trentepohlia*-Gonidien waren bisher überhaupt noch nie Haustorien beobachtet worden.

Weiters zeigte es sich aber, daß bei der Großzahl der Flechten wenigstens zeitweise Haustorien, und zwar intramembranöse Haustorien auftreten. Sie kommen bei den verschiedensten Grünalgengonidien vor. Alle einander widersprechenden Angaben im Schrifttum über das Auftreten oder Fehlen von Haustorien bei verschiedenen Blattflechten ließen sich auf einen Nenner bringen und als Irrtümer, bzw. als Einzelfälle erklären, die von der typischen Bildung intramembranöser Haustorien abweichen.

Nur bei einer geringen Anzahl von Flechten konnten bloß spärliche oder tatsächlich gar keine morphologischen Anzeichen für ein Parasitieren des Pilzes auf der Alge beobachtet werden. Bei einem Teil dieser Flechten, z. B. bei den *Collema*-Arten, wo die Pilzhyphen zwischen den Gallerthüllen der *Nostoc*-Fäden verlaufen, steht zu erwarten, daß eingehende,

systematische Untersuchungen den Beweis erbringen werden, daß der Flechtenpilz zumindest durch kurze Zeit hindurch auf der Alge parasitiert; hierfür spricht das Verhalten des behandelten *Collema* (S. 298).

Bei jenen Blaualgenflechten, wo der Pilz innerhalb der Gallerthüllen der Gonidien wächst und somit bis zu deren Eigenmembran heranreichen kann, dürften auch weitere Untersuchungen kaum besonders differenzierte Organe zum Stoffentzug aufdecken können. Daß ein solcher tatsächlich stattfindet, deutet das spärliche Vorhandensein oder das Fehlen von Cyanophycin an, was Zacharias für *Peltigera canina*, Geitler (1933) ganz allgemein nachwies.

Zwischen den unregelmäßig in der Gallerte der Algenzellen verlaufenden Hyphen dieser Flechten und den Haustorien und Appressorien der *Pyrenopsidaceae* (vgl. Geitler 1937) besteht kein grundsätzlicher Unterschied. In beiden Fällen liegt zwischen den Organen des Pilzes und dem Blaualgenprotoplasten dessen Eigenmembran, die offenbar dem Stoffentzug keinen großen Widerstand bietet. Es besteht nur ein gradueller morphologischer Unterschied insofern, als in dem einen Fall keine auffallende Differenzierung der Hyphen eintritt, während im anderen Fall bestimmte, auch morphologisch differenzierte Pilzzellen dem Stoffentzug dienen und sogar die Eigenmembran der Gonidie eindellen können*.

Auch für Peltigeraceen mit *Coccomyxa*-Gonidien und für andere *Coccomyxa*-Flechten dürfte das gleiche wie für die zuletzt behandelten Blaualgenflechten gelten, da die Membran dieser Gonidien gewöhnlich sehr dünn ist und dem Stoffentzug durch den Pilz keinen großen Widerstand zu bieten scheint. Als Beweis hierfür kann das gelegentliche Vordringen der Hyphen durch die verschleimte, dadurch dicke und dem Stoffentzug hinderliche Membran bei *Icmadophila* dienen. Auch das Farbloswerden des Protonemas von *Georgia pellucida* in der als *Botrydina vulgaris* bezeichneten Lebensgemeinschaft mit *Coccomyxa* spricht dafür (Jaag. 1933)**. Es trifft also hier ebenso wie für bestimmte Blaualgenflechten im besonderen und höchstwahrscheinlich ganz allgemein zu: wenn zwischen Pilzhyphen und Gonidienprotoplasten eine verhältnismäßig dicke Membran liegt, müssen wenigstens zeitweise Haustorien oder andere Organe zum Stoffentzug gebildet werden; ist die Eigenmembran zwischen Gonidienplasma und Pilzanteil jedoch sehr dünn

* Die für viele Pyrenopsidaceen kennzeichnenden Haustorien konnte ich bei einer neuen *Pyrenopsis*-Art beobachten. Da die Untersuchung noch nicht abgeschlossen ist und im Rahmen dieser Arbeit keine anderen Flechten mit ähnlichen Gonidien und Haustorien behandelt wurden, wird die nähere Beschreibung dieser Haustorien auf später verschoben.

** Ich konnte *Botrydina vulgaris* Bréb., die früher für eine Flechte gehalten wurde, auch an verschiedenen Standorten bei Lunz beobachten.

oder gar lebend, so sind Haustorien nicht „nötig", wenn auch in manchen Fällen trotzdem vorhanden; der Stoffentzug kann dann durch dünnwandige, nicht besonders differenzierte Hyphen vollzogen werden.

Die Auffindung der intramembranösen Haustorien zeigt, daß bei vielen Flechten die Verbindung von Pilz und Alge sich gemäß dem Wechsel der Außenbedingungen ändert. Bei anderen ist der Zusammenhang durch obligate, intrazelluläre Haustorien stets sehr eng. Durch besondere Umstände kann die Verbindung aber plötzlich aufgehoben werden, wie ich es z. B. bei Lecanoraceen, GEITLER (1933) bei sehr feucht gehaltenem *Lempholemma* beobachten konnte, oder umgekehrt enger gestaltet werden, wie WALLERT bei verdunkeltem Material von *Xanthoria parietina* und anderen feststellen konnte, wo der Pilz weiter als gewöhnlich in die Gonidienzellen vordrang (normalerweise sind bei *Xanthoria* intramembranöse Haustorien ausgebildet). Auffallend ist es, daß bei verschiedenen Grünalgenflechten die Ausschaltung intrazellulärer Haustorien infolge besonderer Umstände auf die gleiche Art vollzogen wird wie die regelmäßige Ausschaltung der intramembranösen Haustorien. Was also bei den einen Flechten nur ausnahmsweise geschieht, scheint bei den anderen zur Regel geworden zu sein.

Bei manchen Flechten ist überhaupt keine völlig geregelte Verbindung von Pilz und Alge vorhanden. Wie bei *Epigloea* oder der *Gloeocystis*-Halbflechte besteht dann nur zwischen einem Teil der Algen ein Zusammenhang mit Pilzhyphen, während andere frei bleiben.

Bemerkenswert ist, das bisher nur bei homöomeren, also anatomisch sehr primitiven Krustenflechten intrazelluläre Haustorien nachgewiesen wurden — nur *Lecanora muralis* zeigt keinen rein homöomeren, aber auch keinen typisch heteromeren Aufbau —, während bei der Großzahl der Blattflechten mit Protococcalen als Gonidien nur intramembranöse und nie eindeutige obligate intrazelluläre Haustorien gefunden wurden, obwohl gerade diese Flechten am häufigsten untersucht wurden; eine scheinbare Ausnahme bilden bisher nur die Peltigeraceen mit *Coccomyxa*-Gonidien, bei denen es aber — aus den schon erläuterten Gründen — überhaupt keine Haustorien gibt. Dies kann kaum ein Zufall sein. Es scheint, daß die höhere Organisation der heteromeren Blattflechten ein Zurückdrängen der parasitären Einwirkung des Flechtenpilzes, d. h. der Bildung intrazellulärer Haustorien voraussetzt. Als das ursprüngliche Verhalten muß man demnach die Bildung ausgeprägter intrazellulärer Haustorien auffassen, denn diese finden sich bei Flechten mit primitivem Thallusbau, und sie sehen auch Haustorien anderer parasitischer Pilze ähnlicher als intramembranöse Haustorien.

Einen Übergang von rein parasitischer Lebensweise zur Flechtenbildung stellt die *Gloeocystis*-Halbflechte dar; ihre Primitivität äußert sich neben anderem auch darin, daß die Haustorien nach dem Absterben

der Gonidienzellen noch entwicklungsfähig sind. Um einen Schritt weiter in dieser Entwicklungsrichtung sind offenbar manche Pyrenopsidaceen gelangt, bei denen Teilung von Gonidien und Entstehung von Haustorien synchron verlaufen (Geitler, 1937). Hinsichtlich der intrazellulären und intramembranösen Haustorien scheinen sich in den Familien der *Lecideaceae* und *Lecanoraceae* Übergänge zu finden. Eine entgegengesetzte Entwicklung stellt aber möglicherweise die allmähliche Vergrößerung der intramembranösen Haustorien dar, wie sie sich etwa von den Caloplacaceen über die Physciaceen zu den Parmeliaceen und Usneaceen feststellen läßt und wie sie sich bei der Gattung *Cladonia* in einem etwas weiteren Vordringen nach Art von intrazellulären Haustorien äußert. Anderseits scheint die Vergrößerung der intramembranösen Haustorien zu einer Verminderung ihrer Zahl zu führen (dies gilt nur für *Toninia* nicht, wo verhältnismäßig viele und große Haustorien vorkommen).

Daß gerade bei Flechten mit primitivem Thallusbau am häufigsten intrazelluläre Haustorien vorkommen, ist auch deshalb gar nicht anders zu erwarten, weil es hier vielfach überhaupt nicht zur Flechtenbildung käme, wenn der Zusammenhang von Pilz und Alge nicht durch obligate, permanente Haustorien gewährleistet würde (so z. B. bei den behandelten *Trentepohlia*-Flechten).

Ebenso wie bezüglich der Art oder Rasse der Gonidienalgen im allgemeinen „Spezifität" herrscht, ist auch die Verbindung von Pilz und Alge bei jeder Flechtenart eine besondere. Andrerseits gibt es mit der systematischen Gliederung weitgehend übereinstimmende Gruppen von Flechten, deren Gonidien größeren Einheiten angehören und deren beide Bestandteile auf sehr ähnliche Art und Weise miteinander zusammenhängen. So haben z. B. Parmeliaceen und Usneaceen untereinander nahe verwandte Gonidienalgen; ebenso ist die Verbindung von Pilz und Alge durch intramembranöse Haustorien mit kleinen Abänderungen eine einheitliche. Das gleiche gilt für die Gattungen *Cladonia*, *Caloplaca* u. a. mit intramembranösen Haustorien und für einen Teil der Gattungen *Lecanora* und *Lecidea* mit intrazellulären Haustorien.

Auf Grund dieser Übereinstimmung ist es wahrscheinlich, daß die Art der Verbindung der beiden Flechtenkomponenten, insbesondere die Ausbildungsweise der Haustorien von der Gonidie stark beeinflußt wird. So haben z. B. die Pilze vieler Flechten mit intramembranösen Haustorien die Fähigkeit, weiter ins Innere der Gonidien vorzudringen, wie dies gewisse Einzelfälle beweisen. Gewöhnlich wird dies jedoch verhindert und auf zu weites Vordringen des Pilzes mit Absonderung von Membransubstanz von seiten der Alge geantwortet.

Auch zwischen dem Verhalten von *Collema* (vgl. S. 298) und *Lempholemma* (Geitler, 1933, 1937), zwei Collemataceen, besteht eine gewisse

Verwandtschaft. In beiden Fällen werden nur einzelne Gonidienzellen befallen und diese sterben schließlich ab. Während jedoch bei *Lempholemma* dauernd Haustorien gebildet werden, legen sich die Hyphen von *Collema* nur zeitweise den Gonidienprotoplasten an und dringen nicht in deren Inneres vor; außerdem befallen sie auch Heterocysten, was bei *Lempholemma* nicht eintritt.

Morphologisch kann man die zu den Gonidienprotoplasten führenden Hyphenäste von *Collema* genau so auffassen wie die innerhalb der Gallertscheiden wachsenden Hyphen von *Peltigera canina* und *Placynthium nigrum* oder wie die Appressorien bei Pyrenopsidaceen (GEITLER, 1934, 1937). Ihre Funktion ist dieselbe wie die der Haustorien von *Lempholemma*.

Die Grenze zwischen solchen Hyphen, Appressorien und Haustorien ist überhaupt keine scharfe. Dies geht für Blaualgenflechten aus dem Vergleich von *Peltigera canina*, *Placynthium nigrum* usw. mit der behandelten *Collema*-Art und den Pyrenopsidaceen hervor. Ebenso läßt sich für Grünalgenflechten eine analoge Reihe von den *Coccomyxa*-Flechten über *Catillaria* (= *Micarea*, HEDLUND) mit Appressorien und die Flechten mit intramembranösen Haustorien zu den Flechten mit intrazellulären Haustorien aufstellen.

Zweckmäßig sollte man als Appressorien besonders differenzierte Hyphenzellen bezeichnen, die sich den Gonidienzellen anlegen und durch deren leblose Membran dringen, aber von ihrem Protoplasten durch eine dünne Eigenmembran getrennt sind. Intramembranöse Haustorien dringen dagegen bis zum Plasma der Gonidienzelle vor. Intrazelluläre Haustorien reichen ins Plasma oder schieben es vielleicht zur Seite und dellen dünne, lebende Eigenmembranen der Gonidienzellen ein.

Gemäß dieser Definition kann man die bei Parmeliaceen und Usneaceen auftretenden, manchmal von anderen Zellen abweichend aussehenden Pilzzellen nicht als Appressorien, sondern nur als Tragzellen intramembranöser Haustorien bezeichnen. Dies ist auch insofern berechtigt, als sich bei manchen Parmeliaceen und Usneaceen und bei allen anderen untersuchten *Cystococcus*-Flechten die Tragzellen intramembranöser Haustorien nicht von anderen Pilzzellen unterscheiden.

Bei allen Landflechten — auch bei solchen mit sehr dichtem, pseudoparenchymatischem Thallusbau — besitzen die Gonidienzellen zumindest eine kleine freie Oberfläche, mit der sie an den inneren Luftraum des Lagers grenzen; dies ist offenbar von wesentlicher Bedeutung für ihren Stoffwechsel.

Zu den sich vielfach widersprechenden Angaben im Schrifttum, die sich nunmehr restlos aufklären lassen, wurde bereits ausführlich Stellung genommen, so daß ich hier auf den Abschnitt „Stand des Wissens" verweisen kann.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse

Bei der überwiegenden Mehrzahl der Flechten — von 71 untersuchten Arten bei 63 Arten — findet man morphologische Anzeichen dafür, daß der Flechtenpilz auf der Gonidienalge parasitiert. Man kann drei Fälle unterscheiden:

1. die Verbindung von Pilz und Alge wird durch intrazelluläre, obligate, permanente Haustorien hergestellt; diese Haustorien kommen typisch bei homöomeren Krustenflechten vor;

2. die Verbindung von Pilz und Alge wird durch kleine, leicht zu übersehende intramembranöse Haustorien hergestellt, die nur zeitweise, aber dann regelmäßig und oft deutlich jahreszeitlich bedingt gebildet und später infolge Absonderung von Membransubstanz durch die Gonidien ausgeschaltet werden; dies trifft für die Mehrzahl der Flechten im allgemeinen zu und ist im besonderen typisch für die bekannten heimischen Blatt- und Strauchflechten mit heteromerem Thallusbau;

3. es erfolgt gewöhnlich weder ein Eindringen des Pilzes ins Plasma noch in die Membran der Gonidie; nur unter gewissen Umständen kommt es zu deutlich parasitischer Einwirkung des Flechtenpilzes auf einzelne Gonidienzellen *(Collema)*.

Somit ergibt sich, daß nicht — wie bisher angenommen wurde — in der Regel eine lockere Verbindung zwischen Pilz und Alge besteht, sondern daß umgekehrt in der Regel ein fester, gesetzmäßiger Zusammenhang vorhanden ist und der Pilz auf der Alge parasitiert.

Eine offensichtliche Schädigung bis zum Absterben mehrerer Gonidienzellen ließ sich nur bei je einer Grünalgen- und Blaualgenflechte feststellen.

Das Verhalten von *Collema* stellt einen neuartigen Typus des Befalles dar: im Unterschied zu *Lempholemma* legen sich die Pilzhyphen nur zeitweise den Gonidienprotoplasten außen an und befallen auch Heterocysten. Ebenso wie bei *Lempholemma* sterben die befallenen Gonidienzellen schließlich ab.

Intrazelluläre und intramembranöse Haustorien stellen möglicherweise Endglieder einer Entwicklungsreihe homologer Organe dar. Dafür sprechen Übergänge zwischen diesen beiden Haustorientypen. Intrazelluläre Haustorien sind offenbar das Ursprüngliche. Vielfach bestehen Beziehungen zwischen Haustorientypus und Systematik (vgl. „Besprechung der Ergebnisse").

Als neue Flechtengonidie wurde die Heterokonte *Heterococcus* festgestellt.

Die Gonidien aller Landflechten besitzen eine — wenn auch im Falle sehr dichten Thallusbaues kleine — freie Oberfläche.

Bei fast allen Grünalgenflechten ließ sich Stärke nachweisen.

Das von CHODAT für *Coccobotrys* beschriebene Loch im Chromatophor, das MOREAU für einen Kern hielt, ist in Wirklichkeit ein Pyrenoid.

Leptoraphis epidermidis ist keine Flechte, sondern ein Rindenpilz, dessen Hyphen zufällig zwischen verschiedenen Algen wachsen können.

Schriftenverzeichnis

Bornet, E. (1873): Recherches sur les Gonidies des Lichens. Annales des sc. nat., Bot., 5e sér., Bd. 17.

Chambers, R. und **K. Höfler** (1931): Micrurgical studies on the tonoplast of *Allium cepa*. Protoplasma, Bd. 12.

Chodat, R. (1913): Monographies d'Algues en culture pure. Beitr. zur Kryptogamenflora der Schweiz, Bd. 4, H. 2.

Engler und **Prantl** (1926): Natürliche Pflanzenfamilien, 2. Aufl., 8. Bd., *Lichenes*, bearbeitet von M. FÜNFSTÜCK und A. ZAHLBRUCKNER.

Forssell, K. B. J. (1884): Lichenologische Untersuchungen. Flora, Jg. 42.

Frank, A. B. (1876): Über die biologischen Verhältnisse einiger Krustenflechten. Beitr. z. Biolog. d. Pflanzen, Bd. 2.

Frey-Wyssling, A. (1939): Über den Zellulosenachweis mit Jod. Verhandlg. d. Schweiz. Naturf. Ges., Locarno.

– (1940/41): Referat über SCHAEDE, R., Über den Feinbau von Parenchymmembranen. Zeitschr. f. Bot., Bd. 36, S. 437.

Fry, E. J. (1928): The penetration of Lichen gonidia by the Fungal Constituant. Ann. of Bot., vol. 42.

Galloe, O. (1927—1939): Natural history of the Danish Lichens. Part I—VI. Kopenhagen.

Geitler, L. (1933): Beiträge zur Kenntnis der Flechtensymbiose. I—III. Arch. f. Protistenk., Bd. 80, H. 3.

(1934): Beiträge zur Kenntnis der Flechtensymbiose. IV, V. Ebenda, Bd. 82, H. 1.

(1937): Beiträge zur Kenntnis der Flechtensymbiose. VI. Ebenda, Bd. 88, H. 2.

(1938): Beiträge zur Kenntnis der Flechtensymbiose. VII. Ebenda, Bd. 90, H. 3.

Goebel, K. v. (1926): Ein Beitrag zur Biologie der Flechten. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg., Bd. 36.

Hedlund, J. T. (1892): Kritische Bemerkungen über einige Arten der Flechtengattungen *Lecanora*, *Lecidea* und *Micarea*. Bihang til Svenska Vet. Akad. Handl., Afd. III, Vol. 18.

Hofmeister, L. (1940): Studien über Mikroinjektion in Pflanzenzellen. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, Bd. 57, H. 3.

Jaag, O. (1929): Recherches experimentales sur les gonidies des lichens appartenant aux genres *Parmelia* et *Cladonia*. Bull. Soc. Bot. Genève, vol. 21.

(1929): Experimentaluntersuchungen mit Flechtengonidien. Verh. d. Schweiz. Naturf. Ges., II. Teil, Davos.

– (1933): *Botrydina vulgaris* BREB., eine Lebensgemeinschaft von Moosprotonemen und Grünalgen. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges., Bd. 42, H. 1.

– (1933): *Coccomyxa* SCHMIDLE, Monographie einer Algengattung. Beitr. zur Kryptogamenflora der Schweiz, Bd. 8, H. 1. Bern.

Jaag, O. und **E. Thomas** (1934): Neue Untersuchungen über die Flechte *Epigloea bactrospora*. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges., Bd. 43.

Kaule, A. (1932): Die Cephalodien der Flechten. Flora, Bd. 26.

Mameli, E. (1920): Note critiche ad alcune moderne teorie sulla natura del consorzio lichenico. Atti dell'Ist. Bot. d. Univ. di Pavia, N. S., Bd. 17.
Meeuse, B. J. D. (1941): Einige Bemerkungen zu R. Schaedes Mitteilung: Über den Feinbau von Parenchymmembranen. Ber. d. Deutschen Bot. Ges., Bd. 59, H. 4.
Migula, W. (1929, 1931): Kryptogamenflora von Deutschland, Deutschösterreich und der Schweiz, Bd. IV, 1, 2.
Moreau, F. M. et Mme (1921): Recherches sur les lichens de la famille des *Stictaceae*. Ann. des Sc. Nat., Bot., 10e sér., Bd. 3.
— (1932): Recherches sur les lichens du genre *Dermatocarpon*. Rev. Gen. de Bot., Tome 44.
Nienburg, W. (1917): Über die Beziehungen zwischen den Algen und Hyphen im Flechtenthallus. Zeitschr. f. Bot., Bd. 9.
— (1926): Anatomie der Flechten, in Linsbauer, Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. VI.
Peirce, G. J. (1899): The nature of the association of alga and fungus in lichens. Proceed. of the California Acad. of Sciences, 3. Ser., Bd. 1.
Rabenhorst, L. (1884—): Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, 2. Aufl., Leipzig.
Raths, H. (1938): Experimentelle Untersuchungen mit Flechtengonidien aus der Familie der Caliciaceen. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges., Bd. 48.
Reinke, J. (1896): Abhandlungen über Flechten. V. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 29.
Schwendener, S. (1867): Über die Natur der Flechten. Verh. d. Schweiz. Naturf. Ges. Rheinfelden, 51. Vers.
– (1869): Die Algentypen der Flechtengonidien. Programm f. d. Rektoratsfeier d. Univ. Basel.
Senft, E. (1916): Beitrag zur Anatomie und zum Chemismus der Flechte *Chrysothrix nolitangere* Mont. Ber. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 34.
Skuja, H. und **M. Ore** (1933, ed. 1935): Die Flechte *Coenogonium nigrum* (Huds.) Zahlbr. und ihre Gonidie. Acta Horti Bot. Univ. Latviensis, VIII.
Tobler, F. (1934): Die Flechten. Eine Einführung in ihre allgemeine Kenntnis. Jena.
Tschermak, L. (1941): Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Protococcale *Trochiscia granulata*. Österr. Botan. Zeitschr., Bd. 90, H. 1.
Vainio, E. A. (1921): Lichenographia Fennica I. *Pyrenolichenes* iisque proximi *Pyrenomycetes* et *Lichenes imperfecti*. Acta Soc. Fauna et Flora Fenn., vol. 49, Nr. 2.
Wallert, K. (1931): Beiträge zur Symbiose von Hyphen und Gonidien im Lichenenthallus. Bot. Arch., Bd. 33.
Waren, H. (1920, 1918/19): Reinkulturen von Flechtengonidien. Oefversigt af Finska Vetensk.-Soc. Forhandl., 61. Abt. A. N. 14.
Zacharias, E. (1900): Über die Cyanophyceen. Abh. aus d. Gebiet d. Naturw. Ver. Hamburg, Bd. 16.
Zahlbruckner, A. (1921—1934): Catalogus lichenum universalis. 9 Bde., Leipzig.
Zukal, H. (1891): Halbflechten. Flora, Bd. 74, H. 1.

Zum 75. Todestag des großen Japanforschers Philipp Franz von Siebold

Von

Karl Auer (Wien)

(Mit 2 Bildnissen im Text)

Dem Pflanzensystematiker ist der Name Siebold geläufig, trägt ihn doch eine große Anzahl von in Japan beheimateten und bei uns schon Jahrzehnte kultivierten Pflanzen entweder allein (Sieb.) oder zusammen mit dem Namen des Münchener Botanikprofessors Zuccarini (Sieb. et Zucc.) als Autornamen. Nicht mehr so bekannt dürften aber Leben und Wirken und die Verdienste dieses großen Deutschen sein, weshalb der 75. Todestag (18. Oktober 1866) der Anlaß sein soll, dieselben wieder aufzufrischen.

Philipp Franz v. Siebold entstammt einer fränkischen Gelehrtenfamilie und wurde am 17. Februar 1796 in Würzburg geboren. Er besuchte die Schulen seiner Vaterstadt und erwarb, obgleich er ein flotter Student war, schon als 24jähriger das Doktordiplom in Medizin. Nur zwei Jahre war er als Landarzt tätig; sein geradezu leidenschaftlicher Forschungsdrang duldete ihn nicht länger in der Heimat. Mit Bewilligung des bayerischen Königs trat er in holländische Dienste. Als Militärarzt kam er nach Batavia, als Faktoreiarzt nach Japan. Am 11. August 1823 betrat er zum ersten Male japanischen Boden. Hier war den Holländern im Hafen von Nagasaki die kleine Insel Deshima zugewiesen, wo sie wie Gefangene lebten. Denn damals hielt sich Japan streng abgeschlossen von fremden Einflüssen und jeder Fremde stand unter schärfster Bewachung. Ihr Mißtrauen gegenüber den Holländern verwandelte sich bei Siebold ins ganze Gegenteil. Sein leutseliges Wesen, seine sorgsame Berücksichtigung japanischer Art, vor allem aber seine vielseitigen Kenntnisse und da besonders auf dem Gebiete der Heilkunde gewannen ihm die Herzen und das unbedingte Vertrauen der Japaner. In einem Landhause in der Nähe von Nagasaki übte er seine medizinische Praxis aus, hier lehrte er auch die Methoden der deutschen Heilkunde, führte Operationen durch, von denen ihn insbesondere die Operation des Grauen Stars

berühmt machte, er führte die Pockenschutzimpfung ein, kurz, er verdrängte die bisherigen chinesischen Heilmethoden und begründete so den Ruf der deutschen Medizin in Japan. Heilmittel bereitete er sich selbst. Auf Deshima legte er einen botanischen Garten an mit über 1000 Spezies, darunter sehr vielen Heilkräutern. Hier setzte er seinen früheren Vorgängern, auch Ärzten in holländischen Diensten, dem Deutschen

Ph. Fr. v. Siebold nach einer Zeichnung des japanischen Botanikers Iwasaki um das Jahr 1826. (Aus dem Siebold-Archiv in Düsseldorf)

E. Kämpfer (1651—1716, in Japan 1690—1692) und dem Schweden C. P. Thunberg (1743—1822, in Japan 1775—1778) ein Denkmal mit der Inschrift:

> Ecce! Virent vestrae hic plantae florentque quotannis
> Cultorum memores serta feruntque pia.
> (Siehe! Hier grünet, was einst Ihr gepflanzt und blühet alljährlich
> Und den Säern zur Ehr, trägt es Euch dankbare Frucht.)

Seine Schüler lehrte er auch die europäischen Forschungsmethoden. Unter seiner Leitung wurden die verschiedensten naturwissenschaftlichen Themen bearbeitet. Da er sich nicht bezahlen ließ, zeigten sich Schüler

und Patienten mit Geschenken erkenntlich, die von ihm in Kistenladungen nach Europa abgingen. Viel beschäftigte ihn das Studium der Teepflanze. Es gelang ihm auch, keimfähige Samen nach Java zu bringen. So wurde er der Begründer der Teekultur in den holländischen Besitzungen. Auf der Insel Deshima schrieb SIEBOLD eine „Synopsis plantarum oeconomicarum universi regni japonici" und „Tabulae synopticae usus plantarum" (beide 1827).

1826 machte SIEBOLD die Reise des Oberhauptes der Faktorei nach Yedo, dem heutigen Tokyo, mit. Diese war sehr reich an wissenschaftlichen, besonders geographischen Ergebnissen. SIEBOLD war nämlich auch Kartograph. Seine Karten zeichneten sich durch solche Genauigkeit aus, daß sie der englische Admiralstab zur Grundlage für seine Karten benutzte. Aber gerade das Interesse für die geographischen Verhältnisse des Inselreiches hätte ihn fast das Leben gekostet. Am 16. Dezember 1828 teilte ihm ein ergebener Japaner mit, daß er wegen Landesverrates verfolgt werde. Monate hindurch mußte er die Qualen gerichtlicher Untersuchungen über sich ergehen lassen, kostbarstes Sammelgut wurde ihm weggenommen, bis er endlich freigelassen wurde, allerdings aber als Verbannter. Nach 7jährigem Aufenthalt in Japan kehrte er im Juli 1830 nach Europa zurück. Seine Verdienste wurden vom holländischen König durch die Beförderung zum Oberst anerkannt.

In Leyden lebte SIEBOLD nun ganz und gar der Wissenschaft. Die inzwischen aufgestapelten Natur- und Kunstschätze wurden gesichtet, geordnet und ausgewertet, wobei er sich mit hervorragenden Gelehrten der verschiedenen Fachgebiete in Verbindung setzte. Das botanische Material bearbeitete er gemeinsam mit J. G. ZUCCARINI (1797—1848), Professor der Botanik in München. So entstand das großartig bebilderte Werk „Flora japonica" (1835—1844). Gleichfalls gemeinsam mit ZUCCARINI verfaßte er auch „Florae Japonicae familiae naturales adjectis generum et specierum exemplis selectis" (1843—1846). In Leyden legte SIEBOLD für das mitgebrachte Lebendmaterial einen Akklimatisationsgarten an. SIEBOLDS Verdienst ist die Einführung von rund 500 Pflanzenarten, Bäumen, Sträuchern und Stauden, von denen noch heute viele in Gärten und Parks Verwendung finden. Unter anderem ist die Einführung von *Chrysanthemum* nach Holland und Deutschland ihm zu danken. Nicht vergessen darf werden sein Standardwerk über Japan: „Nippon, Archiv zur Beschreibung von Japan." 1930 erschien von demselben eine Gedenkausgabe, bearbeitet und erweitert von dem besten SIEBOLD-Kenner, Prof. Dr. TRAUTZ.

1859 betrat SIEBOLD nochmals das Land seiner Liebe, diesmal aber in diplomatischer Eigenschaft. Das Verbannungsurteil war inzwischen aufgehoben worden. Aber verschiedene Intriguen verleideten ihm seine Tätigkeit. Im Jahre 1861 kehrte er zurück und trat, obgleich

in Würdigung seiner Verdienste vom König zum General befördert, verärgert aus dem holländischen Dienste aus. Die letzten Jahre lebte er in München. Bei der Aufstellung einer ethnographischen Sammlung daselbst holte er sich den Todeskeim. Am 18. Oktober 1866 starb er an einer heftigen Erkältungskrankheit.

Ph. Fr. v. Siebold in der Uniform eines Generalmajors der niederländisch-indischen Armee. (Aus dem Siebold-Archiv in Düsseldorf)

Seine Verdienste werden erst seit dem Neuaufbau der deutsch-japanischen Kulturbeziehungen so recht gewürdigt. Die ersten Denkmäler wurden ihm im Auslande errichtet, in Japan und in Österreich. Das in seiner Vaterstadt Würzburg stehende kunstvolle Denkmal ist von der k. u. k. Gartenbaugesellschaft in Wien gewidmet.

Heute allerdings erkennt man den Wert seines selbstlosen Wirkens nicht bloß als Naturforscher und Arzt, sondern auch als Staatsmann mit weitblickenden Plänen, für die seine Zeit noch kein Verständnis hatte, die sich aber heute in der deutsch-japanischen Verständigung auswirken.

Besprechungen

Boysen-Jensen P., Die Elemente der Pflanzenphysiologie. Gr.-8°. XX und 458 S., mit 162 Textabb. Jena: G. Fischer, 1939. — RM 22,—, geb. RM 24,—.

Daß einer der bedeutendsten Pflanzenphysiologen unserer Zeit sich zur lehrbuchmäßigen Darstellung des Gesamtstoffes entschloß, muß aufs allerwärmste begrüßt werden.

In der Einleitung, die für jeden Naturforscher lesenswert ist, werden Lebendes und Lebloses gegenübergestellt. In wohltuender Weise bricht der Verf. mit der überalteten Forderung, wonach die Physiologie nur mit kausaler Fragestellung zu arbeiten hat, während alle teleologische Sicht, wo nicht ganz verpönt, anderen Disziplinen zu überlassen ist. Jede Lebensäußerung verläuft nach physikalisch-chemischen Gesetzen, die kausal erforscht werden müssen; anderseits hat jede Einzelfunktion ihre bestimmte Bedeutung für den Organismus als Ganzes und muß daher auch teleologisch betrachtet werden; das Ganzheitsgepräge tritt als charakteristischeste Eigenschaft des lebenden Organismus in den Vordergrund. Erst beide Betrachtungsweisen, vereint angewandt, ergeben eine erschöpfende Beschreibung der Lebensvorgänge.

Im Abschnitt „Struktur und Lebensansprüche" wird der morphologische Bau und die chemische Zusammensetzung der Pflanze behandelt. Beachtenswert ist die Einteilung der Pflanzenstoffe. Verf. unterscheidet a) Konstitutionsstoffe, b) Ergone (Wirkstoffe); zu diesen zählen 1. Farbstoffe in assimilierenden Organen, 2. Enzyme und 3. Regulatoren (intrazelluläre, Beispiel: Sexualstoffe, und wandernde, Hormone, Beispiel: Auxin). An Stelle des folgenden Unterabschnittes „Submikroskopische Struktur der Zellelemente" würde Ref. lieber ein Kapitel „Struktur der Zelle und des Protoplasmas" sehen. Im nächsten kurzen Kapitel über die Lebensansprüche der Pflanze und ihr Verhalten gegenüber extremen Außenverhältnissen findet die Resistenzlehre erstmals als geschlossener Abschnitt Eingang in die Pflanzenphysiologie. Sie wird in künftigen Darstellungen, die von Boysen-Jensen lernen, sicherlich noch an Boden gewinnen.

Es folgt der Abschnitt über Stoffaufnahme, Stoffabgabe und Stoffwanderung, wobei auch der Wasserhaushalt in gekürzter, übersichtlicher Form mit einbezogen wird. Im 4. Hauptteil „Energieerzeugung und Energieumsatz" finden außer Atmung und Gärung auch die Energetik, und zwar endlich beide Hauptsätze der Wärmelehre den gebührenden Platz. Daß dem Abschnitt „Assimilation" ein verhältnismäßig breiterer Raum zufiel, wird dem Verf., der ja die Assimilationsökologie und die Lehre von der Stoffproduktion mit geschaffen hat, jeder Leser danken.

Die letzten Hauptteile „Wachstum und Gestaltung" und „Orientierung der Pflanze oder ihrer Organe" sind Meisterwerke sorgfältiger Stoffauswahl und vorbildlich in der Vereinigung kausal-analytischer und teleologisch-ganzheitlicher Betrachtungsweise. Sie ersetzen Josts klassische Darstellung und beleben die Reizphysiologie durch Zugrundelegung der Wuchsstofflehre, die bekanntlich von des Verf. Entdeckung der stofflichen Reizleitung im Graskeimling (1910) ihren Ausgang genommen hat.

Boysen-Jensens Pflanzenphysiologie ist 1938 in dänischer Sprache und zu Ende 1939 in deutscher Übertragung erschienen. Ref. hat das Buch alsbald im Unterricht eingeführt. Er hat seither erprobt, wie sehr es der Wesensart und dem Bedürfnis des deutschen Studenten entspricht. Seit Benecke-Jost (1924) hat uns ein solches Werk gefehlt. Wir besitzen nun wieder eine Darstellung der Pflanzenphysiologie, in jeder Hinsicht geeignet, den Biologen mit den Fundamenten unserer Wissenschaft vertraut zu machen und ihn „bis zur Frontlinie der arbeitenden Pflanzenphysiologie hinauszuführen". K. Höfler (Wien)

Eckardt Th., Über zweizählige Wirtelstellungen bei den Monokotylen und die Bedeutung der Symmetrieverhältnisse für ihr Verständnis. (Botanisches Archiv, Band 42, Heft 1, 1941, S. 44—99, mit 27 Textabb. und 6 Tafeln.)

Der Verfasser hat ein schwieriges Einzelthema aus dem Bereiche der Blattstellungsmorphologie in mühevoller und sehr gründlicher Weise untersucht. Zwei sehr eigenartige, untereinander stark verschiedene Fälle des Auftretens zweizähliger Blattwirtel (Gegenständigkeit oder ungefähre Gegenständigkeit, nicht aber echte Dekussation) bei Monokotyledonen wurden von Goebel (Organographie, 2. Aufl., 1913) als *Najas*-Typus und als *Halophila*-Typus bezeichnet. Zu diesen Typen, die ursprünglich auf nur je eine Gattung begründet waren, hat der Verfasser neue Beispiele dazu gefunden, durch welche der Begriff der beiden Typen eine weitere Fassung erhält. Gleichzeitig war es aber dadurch möglich, die Verbindung mit der bei Monokotyledonen so weit verbreiteten zweizeiligen Blattstellung herzustellen und die genannten abweichenden Typen von der zweizeiligen Blattstellung durch entsprechende Verschiebungen an der Vegetationsspitze morphologisch abzuleiten, wobei Änderungen in den Symmetrieverhältnissen der Sproßachse eine ausschlaggebende Rolle spielen.

Zum *Najas*-Typus gehören außer *Najas* selbst auch Arten von *Gloriosa* und *Dioscorea* sect. *Enantiophyllum*. Die Blattstellung der letztgenannten Gattung kommt echter Dekussation am nächsten. Zum *Halophila*-Typus gehören Arten von *Liriope*, *Ophiopogon* (= *Mondo*), *Kniphofia*, *Ammocharis*, *Haemanthus* und *Clivia*. Beim *Najas*-Typus schreitet die Wirtelbildung im Sinne einer Schraubenwindung weiter. Beim *Halophila*-Typus pendelt sie um eine Symmetrieebene fortgesetzt hin und her. Diese Pendelsymmetrie der bilateralen Sproßachse und die damit zusammenhängende Diagonalstellung der Blätter bewirkt häufig auch eine Asymmetrie und gegenwendige Krümmung der Blätter.

Dem Verfasser war daran gelegen, die merkwürdigen Blattstellungen der von ihm untersuchten Gattungen „durch genaue Analyse der gesamten sich an ihnen selbst bietenden Möglichkeiten, an Variationen in der Stellung, an den Verhältnissen der Keimpflanzen und der Seitenachsen verständlich zu machen". Es gelang ihm in allen Fällen nachzuweisen, „daß irgendwie Distichie als Grund- und Ausgangsstellung für die Bildung zweizähliger Wirtel zu gelten hat. So bei *Gloriosa* an Keimpflanzen und Erneuerungstrieben, bei *Dioscorea* an Keimpflanzen, bei *Najas* an der Blattstellung der Plumula reifer Embryonen, bei *Liriope* an der Stellung der Achselsprosse, bei *Mondo*, *Kniphofia* und *Ammocharis* an Keimpflanzen, und bei *Halophila* mit Hilfe ihrer Seitenachsen".

Die beiden besprochenen Typen pseudodekussierter Blattstellung bei Monokotyledonen zeigen gewisse Analogien zu den verschiedenen Typen echtdekussierter Blattstellung bei Dikotyledonen. Eine besonders auffällige Konvergenz ergibt sich zwischen manchen Vertretern des *Halophila*-Typus und dem *Rochea*-Typus unter den Dikotyledonen. E. Janchen (Wien)

Kamptner E., Die Coccolithineen der Südwestküste von Istrien. (Annalen d. Naturhist. Mus. in Wien, 51. Bd., 1941, S. 54—149, Taf. I—XV.)

Die Bearbeitung bringt die Beschreibung von 44 Coccolithineen-Arten, die sich auf 15 Gattungen verteilen und von denen 10 für die Adria neu sind. 16 Arten sowie eine Gattung werden neu beschrieben. KAMPTNER bestätigt damit meine schon vor 1914 auf Grund von auf See gemachter flüchtiger Beobachtungen geäußerte Überzeugung, daß neben den vom Ref. beschriebenen neuen Formen noch viele Dutzende allein in der Adria leben. Die Morphologie und Systematik erfahren im Hinblick auf die Kleinheit der Arten und ihrer Elemente eine ausgezeichnete Darstellung und diese wird durch Zeichnungen und Fotos unterstützt, die zu den schönsten in der Coccolithineen-Literatur vorhandenen Bildern zählen. Mehrere bisher infolge ungenügender Beobachtungen unklar gebliebene interessante Arten erfahren jetzt auch dank der vorhandenen guten Konservierungsmittel die erwünschte Aufklärung. Sehr begrüßenswert sind ferner Angaben über das quantitative und temporale Auftreten der Coccolithineen bei Rovigno, die im allgemeinen die bereits aus der nördlichen Adria vorliegenden Angaben (SCHILLER) bestätigen. Die Untersuchungen KAMPTNERS bedeuten somit für alle Gebiete der Coccolithineen-Forschung einen sehr begrüßenswerten Fortschritt.

J. SCHILLER (Wien)

Kotte W., Krankheiten und Schädlinge im Obstbau und ihre Bekämpfung. Gr.-8°. VIII und 296 S., mit 193 Textabb. und 8 farbigen Tafeln. Berlin: P. Parey, 1941. — Geb. RM 16,—.

Der Schutz der Kulturpflanzen gegen Krankheiten und Schädlinge hat in den letzten Jahrzehnten sehr große Fortschritte gemacht, besonders hinsichtlich der Bekämpfungsmittel und Bekämpfungsmethoden, die in ihrer Wirksamkeit und Wirtschaftlichkeit ständig verbessert werden. Daher entsprechen zusammenfassende Werke über dieses Thema nach einer Reihe von Jahren immer wieder einem Bedürfnis. Das vorliegende Buch ist um so mehr zu begrüßen, als es von einem langjährigen Praktiker stammt, der seine eigenen reichen Erfahrungen darin verwertet. Den Bedürfnissen der Praxis entsprechend sind die eigentlichen Großschädlinge des Obstbaues eingehender behandelt und wurden seltene Schädlinge unberücksichtigt gelassen oder höchstens nebenher erwähnt. Die Stoffgliederung ist sehr übersichtlich, die Darstellungsweise ist klar und leicht verständlich. Berücksichtigt werden folgende Obstarten: Apfel, Birne, Quitte, Kirsche, Pflaume (samt Zwetschke und Mirabelle), Pfirsich, Aprikose, Walnuß, Haselnuß, Himbeere, Johannisbeere, Stachelbeere, Erdbeere und auch die Weinrebe, soweit dies für den Obstgartenbesitzer zur Gesunderhaltung der Haus- und Spalierreben nötig ist (Verf. beschränkt sich dabei auf *Plasmopara, Oidium, Botrytis, Eriophyes* und die Traubenwickler).

Die Hauptabschnitte des Buches sind folgende: Die wirtschaftliche Bedeutung des Pflanzenschutzes im Obstbau (S. 1—4); Die Ursache der Schäden an unseren Obstpflanzen (S. 4—24: pflanzliche und tierische Schädlinge, Vira, unbelebte Umwelteinflüsse); Die Krankheiten und Schädlinge der Obstarten (S. 24—226: pflanzliche und tierische Schädlinge an mehreren Obstarten, Pilzkrankheiten und Schädlinge an einzelnen Obstarten, die weiter oben genannt wurden); Die Schädlingsbekämpfung im Obstbau (S. 226—278: Pflanzenschutzmittel, Vorsichtsmaßregeln bei Giftmitteln, Spritzgeräte, Durchführung der Schädlingsbekämpfung); Bestimmungsschlüssel der wichtigsten Obstbaumkrankheiten und -schädlinge (S. 278—290);

Verzeichnis für den Praktiker wichtiger Schriften (S. 290 u. 291); Alphabetisches Sachverzeichnis (S. 292—296).

Die zahlreichen, fast durchwegs nach Lichtbildern hergestellten Textabbildungen, offenbar sämtlich Originale, und die prächtigen Farbendruckbilder, aus Werken von O. Appel entnommen, veranschaulichen den Text in bester Weise.

Das Buch wird sicher die ihm gebührende gute Aufnahme und weite Verbreitung finden. E. Janchen (Wien)

Lohwag H., Anatomie der Asco- und Basidiomyceten. (Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. VI, Ab. II, Teilbd. 3, c). Gr.-8°. XI und 572 S., mit 348 Textabbildungen. Berlin: Gebr. Borntraeger, 1941. — RM 10,50.

Dieser stattliche Band über die Anatomie der höheren Pilze ist dazu berufen, eine fühlbare Lücke in unserem Schrifttum auszufüllen. Er ermöglicht es uns, sich mühelos einen vergleichenden Überblick über den Innenbau dieser durch Saprophytismus und Anpassung veränderten Pflanzengruppe zu bilden. Lohwags Buch wird daher für jeden, der sich tiefer mit den Asco- und Basidiomyceten befassen will, willkommener Führer sein.

Die Einteilung des zu behandelnden Stoffes konnte nur in Anlehnung an das Haberlandtsche System nach betriebsphysiologischen Gesichtspunkten vorgenommen werden, da nach anderer Betrachtungsweise eine große Anzahl wichtiger Struktureigentümlichkeiten vieler Vertreter aus Unterabteilungen (Gattungen), die äußerlich einander sehr ähnlich sind, unter einheitliche allgemeine Gedanken nicht hätte gebracht werden können. Der Verf. unterscheidet demnach die folgenden anatomischen Einheiten: 1. das Fruktifikationssystem, 2. das Bildungsgeflecht, 3. das Deckgeflecht, 4. das mechanische System, 5. das Absorptionssystem, 6. das Leitungssystem, 7. das Speichersystem, 8. das Nährgeflecht, 9. das Durchlüftungssystem, 10. das Ausscheidungssystem, 11. das Bewegungssystem, 12. das Trennungssystem. Der Begriff Gewebe wird durch den für die Pilze passenderen Begriff „Geflecht" ersetzt. Die darauf folgende Beschreibung der einzelnen Geflechtsklassen bzw. Systeme ist von einer ausreichenden Anzahl ausgewählter Abbildungen begleitet, darunter zahlreichen Originalen des Verf. Dadurch, daß der Verf. mehrfach gezwungen ist, die Unterbringung verschiedener anatomisch merkwürdiger Zellsysteme unter Haberlandtsche Begriffe der physiologischen Pflanzenanatomie zu begründen, erhält auch diese eine wertvolle Vertiefung ihres Gedankengutes.

Nach Feststellung der Hauptbegriffe führt uns der Verf. in den einzelnen nun folgenden Abschnitten die Formenmannigfaltigkeit des Innenbaues der Asco- und Basidiomyceten vor Augen. Als Grundlage für das Verständnis wird die Entwicklung des Fruchtkörpers sowie die Anatomie der Bildungsstätten der Pilzgeflechte einer näheren Betrachtung unterzogen, insoweit ersterer als das Ergebnis ihrer Tätigkeit erscheint. Es folgt darauf die Besprechung der Anatomie der äußeren Schutzschichten (Cortical- bzw. Hautschicht, Peridienhüllen) und der inneren Stützelemente des Fruchtkörpers bei normalem Wachstum sowie deren Neubildung nach Verwundung und Entstehung von „Borke" an der Rhizomorpha von *Armillaria mellea* bei Wachstum im Wasser. Nachdem der Verf. uns so mit den Organen rein statischer Funktionen näher bekannt gemacht hat, führt er uns darauf die der dynamischen Tätigkeiten vor, soweit sie an dem Aufbau des Pilzkörpers teilnehmen; es sind dies die Geflechte der Wasser- und Nahrungsaufnahme, deren Fortleitung in den Hyphen (dieser Abschnitt ist besonders anschaulich

gestaltet), sowie schließlich das Lückensystem des Durchlüftungsapparates und die Ausscheidungsorgane bzw. -produkte im Sinne Frey-Wysslings. Die letzten Abschnitte endlich sind den Organen zur Ausführung der Bewegung und den damit eng verbundenen Trennungen gewidmet. Besondere Anpassungen zur ausschließlichen Aufnahme äußerer Reize (Sinnesorgane im Haberlandtschen Sinne) sind für den Pilzkörper nicht erwähnt.

Ein Schriftenverzeichnis, welches aus der umfangreichen und weitzerstreuten Fülle der Facharbeiten das Wichtigste herausholt und dem Leser die Nachprüfung gebrachter Tatsachen und ein näheres Eindringen in sie erleichtert, sowie ein Autoren-, Pflanzen- und umfassendes Sachregister, beschließen diesen „ersten Versuch einer physiologischen Anatomie der höheren Pilze", wie der Verf. selber sein Buch bescheiden nennt. Die Pilzkenner und die werdenden Pilzforscher aber werden ihm für die große Mühe sicherlich Dank wissen, welcher er sich bei der Zusammentragung des riesigen Materials und dessen Gliederung nach einheitlichen Gesichtspunkten, zu seiner leichteren Verwendbarkeit, unterzogen hat. Möge das Werk Ausgangspunkt für weitere fruchtbringende Forschung werden! A. Mühldorf (Wien)

Panknin W., Die Vegetation einiger Seen in der Umgebung von Joachimsthal in der Uckermark, Kr. Angermünde. (Grimnitzsee, Großer Lubowsee, Dovinsee, Kleiner Lubowsee.) (Bibliotheca Botanica, Heft 119.) 4°. 162 S., mit 54 Textabb., 95 Tabellen im Text und auf 6 Beilagen, 2 Karten und 13 Tafeln. Stuttgart: E. Schweizerbart, 1941. — Brosch. RM 86,—.

Von den untersuchten vier Seen sind der Grimnitz-, Gr. Lubow- und Dovinsee produktionsbiologisch eutroph, der Kl. Lubowsee oligotroph. Als Flachgewässer sind sie etwa mit Ausnahme des Grimnitzsees in Verlandung begriffen. Die Makrophytenvegetation besteht bei den drei ersteren neben Erlengebüschen überall aus einem Scirpetum-Phragmitetum-Myriophylletum-Nupharetum, wie dies für so viele norddeutsche Seen typisch ist. Der abweichende Chemismus des Kl. Lubowsees (Kalkmangel, saures Wasser) bedingt die abweichenden Makrophytenbestände (*Molinia-Typha-Carex-Sphagnum*-Bestände).

Die einzelnen Seen variieren bezüglich ihrer Grünalgenbestände ziemlich auffällig untereinander. *Enteromorpha intestinalis* tritt im Grimnitzsee reichlich, spärlicher im Gr. Lubowsee im Sommer auf. Die sommerlichen Entwicklungszeiten sind hier gegenüber dem Neusiedlersee um etwa einen Monat verspätet. *Plectonema Wollei* und *Batrachospermum Dillenii* leben nur im Grimnitzsee, anderseits *Tribonema bombycina* und *Mougeotia* nur im Gr. Lubowsee.

Als Hauptformen des Phytoplanktons leben in den beiden letztgenannten Seen *Microcystis aeruginosa* und *Asterionella gracillima*. Im Dovinsee dominieren die Kieselalgen, im Kl. Lubowsee entsprechend dem sauren und an Salzen armen Wasser die Desmidiaceen.

Die mit großer Sorgfalt und schöner Heimatliebe ausgeführten Untersuchungen sind ein wertvoller Beitrag zur Erweiterung unserer Kenntnisse der hydrographischen und biologischen Verhältnisse norddeutscher Seen. Im Hinblick auf die ständig vorschreitende Verlandung und die durch menschliche Eingriffe erfolgenden Veränderungen dieser Seen erlangt eine solche biologische Bearbeitung allmählich einen dokumentarischen, historischen Wert. Schade, daß nicht zugleich auch das tierische Bios untersucht wurde.

J. Schiller (Wien)

Akademien, Botanische Gesellschaften, Vereine, Kongresse usw.

Akademie der Wissenschaften in Wien

In den Monaten Juni und Juli 1941 wurden nachstehende Arbeiten, welche die Botanik und ihre Grenzgebiete betreffen, zur Drucklegung eingereicht.

Am 19. Juni 1941:

Rechinger, K. H., Flora Aegaea. Flora der Inseln und Randgebiete des Ägäischen Meeres. (Für die Denkschriften.)

Pia, J., Zur Geologie der Salmgruppe in Oberdonau.

Am 3. Juli 1941:

Kamptner, E., Corallinaceen aus sarmatischen Ablagerungen.

Botanische Anstalten, Museen, Sammlungen usw.

Reichsforschungsanstalt für Landwirtschaft im ostmärkischen Donauraum in Säusenstein

Die in dieser Zeitschrift (Bd. LXXXIX, 1940, S. 319) bereits erwähnte Gründung der Anstalt erfolgte im Jahre 1939 und im November desselben Jahres wurde mit dem Aufbau begonnen. Die Anstalt hat ihren Sitz in Säusenstein (bei Ybbs, Niederdonau). Sie wird von einem Verwaltungsdirektor (Prof. Dr. Alfred Könekamp) geleitet und gliedert sich in drei Institute und in die Außenstellen „Waldviertel" auf dem Gut Arndorf bei Pöggstall und „Voralpenland" auf dem Gut Reithof-Hinterleithen bei St. Georgen an der Leys (bei Scheibbs). Eine dritte Außenstelle im Mühlviertel ist im Entstehen begriffen. Die Anstalt besitzt zur Zeit 13 Versuchsgüter und Höfe mit einer Gesamtgröße von rund 870 ha landwirtschaftlich genutzter Fläche und 340 ha Wald. Die Oberleitung über die Höfe der Außenstellen, die allen Instituten zu besonderen Forschungsaufgaben zur Verfügung stehen, liegt in den Händen des Verwaltungsdirektors. Die anderen landwirtschaftlichen Betriebe sind Versuchswirtschaften der einzelnen Institute und den Institutsdirektoren unterstellt. Es sind folgende drei Institute vorhanden:

1. Institut für Acker- und Pflanzenbau in Sooß (bei Loosdorf) (Institutsdirektor Prof. Dr. Wilhelm Heuser), mit den Versuchsgütern Sooß, Zwerbach, Zinsenhof und Grabenegg. Das Institut gliedert sich in zwei Abteilungen, in eine bodenkundliche und eine pflanzenbaulich-pflanzenzüchterische. Die Tätigkeit dieser Abteilungen erstreckt sich auf die Erforschung der Böden des Arbeitsgebietes und auf die günstigsten Anbaumaßnahmen der Kulturpflanzen. Die pflanzenzüchterische Aufgabe wird hauptsächlich darauf gerichtet sein, Sorten zu schaffen, die bei hoher

Leistungsfähigkeit standfest und ertragstreu sind, und die sich den oft auf engstem Raum wechselnden Wachstumsbedingungen anzupassen vermögen. Eine weitere Aufgabe des Institutes ist es, im Sortenprüfungswesen des Reichsnährstandes mitzuarbeiten.

2. Institut für Grünlandwirtschaft in Säusenstein (Institutsdirektor Prof. Dr. Alfred Könekamp), mit den Versuchsgütern Säusenstein, Mitterberg, Petzenkirchen und Wocking. Am Institut werden alle Fragen des Futterbaues auf dem Dauergrünland und auf dem Acker, ausgerichtet auf die praktischen Belange der Landwirtschaft, bearbeitet. Es sind zwei Abteilungen vorhanden. Die chemische Abteilung soll besonders Fragen der Humusforschung bearbeiten. Die Aufgabe der pflanzenzüchterischen Abteilung besteht in der Schaffung von Futterpflanzenzuchtsorten aus vorhandenen bodenständigen Herkünften von Kleearten und Gräsern.

3. Institut für Tierhaltung in Rottenhaus (bei Wieselburg) (Institutsdirektor: Prof. Dr. Erwin Höpler), mit den Versuchsgütern Rottenhaus, Wolfpassing, Reidlingberg. Alle Gebiete der Tierhaltung und alle Tiergattungen werden in die Versuchs- und Forschungsarbeit des Institutes einbezogen. In der Abteilung „Fütterung" steht die Bearbeitung praktischer Fütterungsfragen im Vordergrund. Die Abteilung „Tierhaltung" befaßt sich mit züchterischen Problemen ebenso wie mit Fragen der Haltung im Stall und auf der Weide.

Versuchs- und Forschungsanstalt für Wein- und Obstbau, Klosterneuburg.

Die Versuchs- und Forschungsanstalt für Wein- und Obstbau in Wien-Klosterneuburg (Berliner Straße 397) mit der ihr angegliederten Höheren Wein- und Obstbauschule ist aus der Höheren Staatslehr- und Versuchsanstalt für Wein-, Obst- und Gartenbau hervorgegangen, die ihrerseits auf das alte Önologisch-pomologische Institut zurückführt.

Die Versuchs- und Forschungsanstalt hat vor allem die Aufgabe, alle einschlägigen Fragen auf dem Gebiete des Weinbaues, der Kellerwirtschaft, der Weinchemie, der Gärungsphysiologie, des Obstbaues und der Obstverwertung, derzeit aber auch des Gartenbaues, wie des Pflanzenschutzes auf Grund wissenschaftlicher Versuche und Untersuchungen zu prüfen und im Sinne angewandter Wissenschaft die Erkenntnisse und Ergebnisse den Bedürfnissen der Landwirtschaft dienstbar zu machen.

Das Schwergewicht liegt bei Klosterneuburg sowohl in wissenschaftlicher wie in unterrichtlicher Hinsicht auf der Auswirkung nach dem Südostraum. Die Mitbetreuung der Balkanländer war seit den mehr als 80 Jahren des Bestandes eine hervorragende Aufgabe und sie wird es in Hinkunft in noch viel höherem Maße sein.

Als Veröffentlichungsorgan für Weinbau erscheint das „Weinland"; Organ für den Obstbau ist die Zeitschrift „Der Deutsche Obstbau" (Ausgabe B).

Die Anstalt steht unter der Leitung von Oberregierungsrat Dr. Fritz Zweigelt und umfaßt folgende Institute bzw. Abteilungen:

I. Weinbau und Kellerwirtschaft (Leiter: Studienrat Heinz Konlechner). Die einschlägigen Arbeiten laufen sowohl im Versuchsweingarten wie im Versuchskeller. Sie betreffen unter anderem Versuche zur Düngung, zum Schnitt, zur Erziehung und zur Veredlung der Reben, Untersuchungen zur Sortenfrage, zur Zuckerung der Weine, Versuche zur Flaschenweinbehandlung, zur Farbstoffanreicherung bei Rotweinen u. a.

II. Obstbau und Obstverwertung (derzeitiger Leiter: Dozent Dr. Fritz Passecker). In diesem Institut wird der Obstbau in allen praktischen Kulturfragen und in seiner vielfältigen Bedeutung für die Wirtschaft gepflegt, geprüft wird die Frage der Befruchtung, es laufen Versuche zur Unterlagsfrage und Veredlung, zur Frost- und Krankheitsfestigkeit einzelner Sorten, Erzeugung von Obstwein und gärungslosen Fruchtsäften, Branntwein- und Likörfabrikation u. a.

III. Weinchemie und Gärungsphysiologie (Vorstand: Studienrat Dr. Otto Kramer). Diese Abteilung beschäftigt sich mit der Zusammensetzung der Weine, der Behandlung kranker oder fehlerhafter Weine, der Erzeugung von Obstweinen, dem Studium der Gärungsorganismen auf dem Wege der Hefereinzucht für Obst- und Traubenweine, der Heranzucht von Kaltgärhefen usw.

IV. Pflanzenschädlinge und Pflanzenschutz (Vorstand: Doktor Fritz Zweigelt). Diese Abteilung befaßt sich mit den Krankheitserscheinungen, Feinden und Schädlingen, vornehmlich der Obstgewächse und der Rebe, aber auch an anderen gärtnerischen Kulturpflanzen und stellt vor allem die biologische Untersuchung des Materials in den Vordergrund; es laufen schließlich mannigfache Bekämpfungsversuche.

V. Gartenbau (Leitung: Studienrat Josef Libowitzky). Befaßt sich insbesondere mit den Fragen des Gemüsebaues, der Blumen-, Stauden- und Gehölzzucht, der Glashauspflanzenkulturen sowie mit einer Reihe einschlägiger Versuche.

VI. Gartengestaltung (Leitung: Ing. Eduard Ihm). Diese Abteilung befaßt sich vor allem mit der gärtnerischen Ausgestaltung von Anlagen usw.

VII. Botanik (Leitung: Dr. Karl Schnass). Die Abteilung hat in enger Zusammenarbeit mit den Fachabteilungen die pflanzenphysiologischen, pflanzenanatomischen und pflanzenmorphologischen Voraussetzungen für die Kulturen zu prüfen.

VIII. Allgemeine Chemie und Agrikulturchemie. (Leitung: Rüdiger Stockert). Die Abteilung befaßt sich neben der allgemeinen Chemie mit der Frage der Bodenzusammensetzung, mit Nährstofffragen und Spurenelementen.

IX. Mathematik, Geodäsie und Baukunde (Leiter: Studienrat Dr. Ing. Hans Dock). Ihr obliegt die Durchführung von Vermessungen wie die Frage der Durchführung fachlicher Bauten, wie Glashäuser usw.

Für den Unterricht sind für die einzelnen Fächer überdies Honorardozenten eingesetzt.

Die Anstalt besitzt Wein- und Obstgärten in Klosterneuburg selber, eine Filialanlage für Weinbau in Znaim, Filialanlagen für Obstbau in Amstetten (Niederdonau), Hintersdorf und Gugging (bei Klosterneuburg). Mit der Gesamtanstalt in loser Verbindung ist durch die Personalunion mit dem Leiter Dr. Zweigelt die Reichsrebenzüchtung „Ostmark", die ihrerseits unmittelbar der Reichsrebenzüchtung am Erwin-Baur-Institut für Züchtungsforschung in Müncheberg bei Berlin untersteht.

Neuere Exsikkatenwerke

Räsänen V., *Lichenes* Fenniae exsiccati, a Museo Botanico Universitatis Helsingiensis editi. Fasc. XII—XIV (Nr. 551—700). Helsinki, 1940.

Săvulescu T., Herbarium Mycologicum Romanicum, Fasc. I—XXV (Nr. 1—1250). Bukarest, 1929—1940. — Dazu ist 1941 ein Gesamtindex mit den alphabetischen Verzeichnissen der Pilze und ihrer Wirtspflanzen erschienen.

Personalnachrichten

Hofrat Prof. Dr. Erich Tschermak-Seysenegg, emerit. ord. Professor der Pflanzenzüchtung an der Hochschule für Bodenkultur in Wien, feierte am 15. November 1941 seinen 70. Geburtstag. Bei diesem Anlaß wurde ihm vom Führer die Goethe-Medaille für Kunst und Wissenschaft verliehen.

Prof. Dr. Karl Höfler, Direktor des Pflanzenphysiologischen Institutes der Universität Wien und bisher außerordentlicher Professor für Anatomie und Physiologie der Pflanzen, wurde zum ordentlichen Professor ernannt.

Dr. agr. habil. Ernst Brandenburg, bisher Dozent für Phytopathologie an der Landwirtschaftlichen Hochschule in Bonn a. Rh., wurde mit 1. August 1941 zum ord. Professor der Phytopathologie und Direktor des Institutes für Pflanzenschutz an der Hochschule für Bodenkultur in Wien ernannt.

Prof. Dr. Ludwig Diels, Generaldirektor des Botanischen Gartens und Museums in Berlin-Dahlem, wurde von der schwedischen Phytogeographischen Gesellschaft in Upsala zum Ehrenmitglied ernannt.

Prof. Dr. Eduard Jahn, emerit. ord. Professor der Botanik an der Forstlichen Hochschule Hannöverisch-Münden, feierte am 20. Mai 1941 seinen 70. Geburtstag.

Prof. Dr. Heinrich Walter, bisher ord. Professor der Botanik an der Technischen Hochschule Stuttgart, wurde in gleicher Diensteigenschaft an die Universität Posen berufen.

Prof. Dr. Viktor Czurda, Direktor des Institutes für Pflanzenphysiologie an der Deutschen Universität Prag, hat den Namen Denk als Familiennamen angenommen.

Dozent Dr. phil. habil. Horst Engel, bisher Diätendozent für Botanik an der Universität Münster, wurde mit 1. April 1941 in gleicher Eigenschaft an die Technische Hochschule in Danzig versetzt und mit der Leitung des Botanischen Institutes daselbst betraut.

Dozent Dr. habil. Herbert Zycha ist beauftragt worden, in der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen die Pathologie der Forstpflanzen in Vorlesungen und Übungen zu vertreten.

Dr. Franz Bukatsch, Assistent an den Botanischen Staatsanstalten München, wurde zum Dozenten für Botanik an der Universität München ernannt.

Dr. Gerhard Michael wurde zum Dozenten für Pflanzenernährungslehre und Bodenbiologie an der Universität München ernannt.

Dr. Ottokar Heinisch wurde zum Dozenten für landwirtschaftlichen Pflanzenbau an der Fakultät für Naturwissenschaften und Ergänzungsfächer der Deutschen Technischen Hochschule in Brünn ernannt.

Gestorben: Prof. Dr. Hans Schinz, emerit. Direktor des Botanischen Gartens und des Systematisch-Botanischen Institutes der Universität Zürich, am 30. Oktober 1941, im Alter von 83 Jahren.

Herausgeber, Eigentümer und Verleger: Springer-Verlag, Wien I, Schottengasse 4. — Verantwortlich für den Inhalt: Prof. Dr. Erwin Janchen-Michel, Wien III, Ungargasse 71. — Druck: Manzsche Buchdruckerei, Wien IX, Lustkandlgasse 52.

Inhalt des XC. Bandes

I. Originalarbeiten

Seite

Auer, Karl (Wien), Zum 75. Todestag des großen Japanforschers Philipp Franz von Siebold. (Mit 2 Bildnissen im Text) .. 308—311

Bancher, Engelbert (Wien), Zellphysiologische Beobachtungen an *Iris Reichenbachii* während des Abblühens. (Mit 4 Textabbildungen) ..... 97—106

Grabherr, Walter (Hann.-Münden/Innsbruck), Beiträge zur Flora der Umgebung von Innsbruck mit besonderer Berücksichtigung des Voldertales bei Hall in Tirol ..... 53— 62

Handel-Mazzetti, Heinrich † (Wien), Der Formenkreis der ostmärkischen *Viola „sepincola"* ..... 63— 66

Handel-Mazzetti, Heinrich † (Wien), herausgegeben von Peter-Stibal, Elfriede (Wien), Die chinesischen *Parnassia*-Arten 127—136

Handel-Mazzetti, Heinrich † (Wien), herausgegeben von Peter-Stibal, Elfriede (Wien), Kleine Beiträge zur Kenntnis der Flora von China. X. (Mit 1 Textabbildung) ..... 118—126

Kreuz, Johann (Wien), Der Einfluß von Calcium- und Kaliumsalzen auf die Permeabilität des Protoplasmas für Harnstoff und Glycerin. (Mit 3 Textabbildungen) ..... 1— 30

Moissl geb. Heinz, Edith (Salzburg/Wien), Vergleichende embryologische Studien über die Familie der *Caprifoliaceae*. (Mit 110 Textabbildungen) ..... 153—212

Nietsch, Hilde (Wien), Zur systematischen Stellung von *Cyanastrum*. (Mit 4 Textabbildungen) ..... 31— 52

Plavšić, Svetislav (Sarajevo), Über neue und seltene Pflanzenformen aus Mittelbosnien. II. Teil. (Mit 3 Textabbildungen) .. 213—223

Pohl, Franz (Prag), Über Raphidenpollen und seine blütenökologische Bedeutung. (Mit 3 Textabbildungen) ..... 81— 96

Tschermak, Liese (Wien), Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Protococcale *Trochiscia granulata*. (Mit 3 Textabbildungen) ..... 67— 73

Tschermak, Liese (Wien), Untersuchungen über die Beziehungen von Pilz und Alge im Flechtenthallus. (Mit 11 Textabbildungen) 233—307

Widder, Felix (Graz), Untersuchungen über forstschädliche *Cronartium*-Arten. 1. Mitteilung ..... 107—117

II. Besprechungen

Seite
Biologia generalis. Archiv für die allgemeinen Fragen der Lebensforschung 224
Chronica Botanica. The International Plant Science Newsmagazine. Rundschau für die gesamte Pflanzenforschung 74
Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl., Bd. 14 e: *Gramineae* III, Unterfamilie *Panicoideae* 145
Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. VI, Abt. II, Teilbd. 3 c: Anatomie der Asco- und Basidiomyceten 315
Handbuch der Pflanzenzüchtung, Lieferung 16 und 17 146
Kleine Kryptogamenflora von Mitteleuropa. Band I: Die Moos- und Farnpflanzen (Archegoniaten) 75
Kryptogamenflora von Deutschland und der Schweiz, 2. Aufl., Band VI: Die Lebermoose Europas, Ergänzungsband 142
Desgleichen, Band XIII, Abt. 2: *Zygnemales* 141
Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Lieferung 60 77
Revista Sudamericana de Botanica 229

Verfasser der besprochenen Arbeiten:

Bertsch K. 74
Boysen-Jensen P. 312
Bredereck H. 77
Christiansen W. 77
Dotterweich H. 137
Eckardt Th. 313
Engler A. 145
Friedrich K. 75
Gams H. 75
Hämmerling J. 76
Hanow R. 146
Harms H. 145
Heil H. 138
Herter W. 76, 224, 229
Huber-Pestalozzi G. 138
Juraski K. A. 139
Kamptner E. 314
Kolkwitz R. 75, 141
Koller G. 224
Kotte W. 314
Krieger H. 141
Lämmermayr L. 225
Lamprecht H. 147
Lang A. 141
Latzel A. 225
Lohwag H. 315
Lüdi W. 226
Mansfeld R. 226
Mattfeld J. 145
Müller E. 77
Müller K. 142
Nicolaisen N. 146, 147
Panknin W. 316
Pilger R. 145
Porsch O. 224.
Rabenhorst L. 141, 142
Rauh W. 228
Roemer Th. 146
Rudorf W. 146
Săvulescu T. 147
Schmucker Th. 77
Soó von Bere, R. 78
Straub J. 229
Stüssi B. 226
Tedin O. 146
Thienemann A. 138
Verdoorn Fr. 74
Wagner H. 230
Weber H. 224
Wetzel K. 148

III. Akademien, Botanische Gesellschaften, Vereine, Kongresse usw.

Akademie der Wissenschaften in Wien 79, 149, 317

IV. Botanische Anstalten, Museen, Sammlungen usw.

Botanische Anstalten der Deutschen Universität Prag 79
Botanische Anstalten der Universität Klausenburg 79
Botanische Anstalten zu Krakau 232

Seite
Institut für koloniale Landwirtschaft an der Universität Göttingen .. 79
Landwirtschaftliches Untersuchungsamt und Versuchsanstalt der Landesbauernschaft Donauland in Wien 149
Neuere Exsikkatenwerke 151, 319
Reichsforschungsanstalt für alpine Landwirtschaft in Admont 150
Reichsforschungsanstalt für Landwirtschaft im ostmärkischen Donauraum in Säusenstein 317
Versuchs- und Forschungsanstalt für Landwirtschaft in Wien 231
Versuchs- und Forschungsanstalt für Wein- und Obstbau, Klosterneuburg 318

Herausgeber der Exsikkatenwerke:

Fóriss F. 151
Räsänen V. 319
Săvulescu T. 319
Schiffner V. 151

V. Personalnachrichten

Aufsess A. v. 150

Barthelmess A. 152
Beatus R. 152
Berg H. v. 232
Bergdolt E. 152
Bertalanffy L. v. 80
Borriss H. 152
Borza A. 79
Brandenburg E. 320
Brücher H. 152
Brüggemann H. 150
Bukatsch Fr. 320
Burggasser E. 149

Cufodontis G. 80
Czurda V. 152, 320

Denk V. 320
Dejdar E. 80
Diels L. 320
Dietz R. 149
Dock H. 319
Drahorad Fr. 231
Drawert H. 80

Eibl-Eibesfeldt A. 152
Engel H. 320
Entres K. 149
Esdorn I. 152
Ettenreich D. v. 151

Fietz A. 80
Franz H. 150, 151

Gauckler K. 80
Geith R. 150
Geitler L. 151
Glück H. 80
Graf G. 151

Harder R. 79
Harms H. 80
Härtel O. 232
Hartmann Fr. 80
Heilig J. 150
Heinisch O. 320
Herter W. 152, 232
Heuser W. 317
Höfler K. 320
Hofmeister L. 151
Höpler E. 318
Huber B. 152

Ihm E. 319
Isenbeck K. 150

Jahn E. 320
Jost L. 80

Knoll Fr. 232
Könekamp A. 317, 318
Konlechner H. 318
Kramer O. 319
Krenn K. 149
Kreutz J. 152

Lasser E. 150
Libowitzky J. 319
Liebscher W. 231
Linsbauer L. 80
Loew O. 232
Lohwag K. 151

Marquardt H. 152
Mez K. 151
Michael G. 320
Mühldorf A. 232

Niethammer A. E. 80

Oltmanns Fr. 80

Paech K. 152
Pascher A. 79
Passecker Fr. 319
Pawelka K. 149
Pekarek J. 151
Pfeiffer R. 150, 151
Plathe B. 79
Pohl Fr. 79, 152
Porsch O. 80
Preis K. 79

Quietensky H. 149

Richter G. 151
Ripper K. 152
Rogenhofer E. 149
Ruge U. 152

Schinz H. 320
Schmitt L. 149
Schoebel E. 150
Schuster J. 80
Schnass K. 319
Schwede R. 152
Söding H. 80
Steiner M. 79, 80
Stockert R. 319

Strasshofer G. 151
Szabó Z. v. 80

Tornau O. 79
Tschermak E. 151, 232
Tschermak-Seysenegg E. v. 151, 320
Tubeuf K. Frh. v. 152
Tuzson J. v. 80

Übeleis I. 151
Uhl A. 231
Umrath K. 151

Vlk W. 79

Wagner A. 80
Walter H. 320
Werneck H. 232
Winkler Hubert 232

Zieschang M. 232
Zweigelt Fr. 232, 318, 319
Zycha H. 320